R 260 c 3
2e ex.)

ISBN 2-85653-024-9

MÉMOIRES
DU
MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE

NOUVELLE SÉRIE

Série C, Sciences de la terre
TOME XXXVII

Pascal TASSY

LE PLUS ANCIEN SQUELETTE DE GOMPHOTHÈRE (PROBOSCIDEA MAMMALIA) DANS LA FORMATION BURDIGALIENNE DES SABLES DE L'ORLÉANAIS FRANCE

PARIS
ÉDITIONS DU MUSÉUM
38, rue Geoffroy-Saint-Hilaire (Vᵉ)

1977

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

MÉMOIRES DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE
Série C, Sciences de la terre Tome XXXVII

LE PLUS ANCIEN SQUELETTE DE GOMPHOTHÈRE (PROBOSCIDEA MAMMALIA) DANS LA FORMATION BURDIGALIENNE DES SABLES DE L'ORLÉANAIS, FRANCE

par

Pascal TASSY

Laboratoire de Paléontologie des Vertébrés et de Paléontologie Humaine,
Université Paris VI, 4, Place Jussieu, 75230 Paris Cedex 05, France
et Institut de Paléontologie, 8, rue de Buffon, 75231 Paris Cedex 05, France.

SOMMAIRE

	Pages
RÉSUMÉ — ABSTRACT	5
I. — GÉNÉRALITÉS.	7
II. — DESCRIPTION SYSTÉMATIQUE	9
III. — DENTURE	11
III.1. — Incisives	11
III.2. — P^4	12
III.3. — M^1	13
III.4. — M^2	13
III.5. — M^3	14
III.6. — M_2	16
III.7. — M_3	17
III.8. — Conclusions	18
III.9. — Affinités.	19
IV. — DISCUSSION SYSTÉMATIQUE	21
V. — SQUELETTE AXIAL	23
V.1. — Vertèbres cervicales	23
V.2. — Vertèbres dorsales	26
V.3. — Côtes.	28
VI. — SQUELETTE APPENDICULAIRE	28
VI.1. — Omoplate	28
VI.2. — Humérus	30
VI.3. — Radius	32
VI.4. — Cubitus	33

Source : MNHN, Paris

VI.5. — Rapport Cubitus/Humérus 35
VI.6. — Carpiens 35
VI.7. — Métacarpiens 40
VI.8. — Phalanges 42
VI.9. — Conclusions sur la main 42
VI.10. — Bassin 43
VI.11. — Astragale 43
VII. — CONCLUSIONS SUR LE SQUELETTE 44
VIII. — DISCUSSION PHYLOGÉNÉTIQUE 45
IX. — RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES 48

Source : MNHN, Paris

RÉSUMÉ — ABSTRACT

RÉSUMÉ

L'arrivée des mastodontes par migration caractérise la faune du gisement d'Artenay qui appartient à la formation burdigalienne des Sables de l'Orléanais. L'espèce *Gomphotherium angustidens* (Cuvier) avait été signalée à Artenay par Stehlin (1907), puis décrite sur une denture subcomplète par Ginsburg et Antunes (1966). Un individu représenté par la denture (P4 à M3), et une grande partie du squelette fait l'objet de la présente description. La morphologie dentaire se caractérise par une bunodontie simple conférant en particulier à la denture un aspect zygodontoïde (ou subtapiroïde) inégalement marqué selon les dents. Sur la P^4 et la M^3 principalement, les vallées sont dégagées en raison de l'absence (P^4) ou du faible développement (M^3) des conules centraux. Le terme subspécifique *G. angustidens subtapiroides* (Schlesinger) ne peut être appliqué au mastodonte d'Artenay que dans la mesure où, n'ayant pas de valeur taxonomique, il n'indique qu'un morphotype. La simple définition binominale *G. angustidens* (Cuvier) est ici adoptée. Elle comprend ainsi une importante variation morphologique intraspécifique. La morphologie bunodonte simple se retrouve chez un certain nombre d' « espèces » burdigaliennes bunodontes comme « *Trilophodon inopinatus* », « *Hemimastodon annectens* », « *Serridentinus mongoliensis* » et « *Trilophodon cooperi* », qui sont considérées comme synonymes de *G. angustidens*. Les premiers représentants miocènes des lignées bunodonte et zygodonte sont peu différenciés, ce qui impliquerait une dichotomie proche. De ce point de vue, on ne peut écarter *Palaeomastodon beadnelli* Andrews d'une origine commune. D'après son anatomie post-crânienne, *G. angustidens*, quoique plus grand et moins trapu, est relativement proche des paléomastodontes, en particulier dans la forme de l'astragale et de l'atlas. Le squelette post-crânien est également proche de celui de « *Mastodon* » *ataxus* Borissiak qui est un mastodonte zygodonte le seul autre squelette d'âge Burdigalien connu. Il s'en distingue essentiellement par quelques caractères de l'humérus, du semi-lunaire, du pyramidal et de l'unciforme. Par rapport aux éléphants actuels, l'individu d'Artenay est plus trapu, plus bas sur pattes et le membre antérieur devait être plus court que le membre postérieur. Sur la colonne vertébrale, d'après l'angle cervico-dorsal, la tête était normalement plus basse ; une ensellure existait au milieu du dos, à la manière de *Loxodonta africana*. On peut considérer que le type structural du squelette a relativement peu changé des paléomastodontes aux premiers gomphothères. Compte tenu du manque d'information sur l'anatomie crânienne, par rapport aux paléomastodontes les premiers gomphothères se singularisent surtout par l'acquisition du mode de remplacement dentaire horizontal puisque chez ces derniers les M3 ne font éruption qu'après la chute des prémolaires et de la première molaire.

ABSTRACT

The immigration of mastodonts characterizes the Artenay fauna of the burdigalian formation of Orléanais Sands. The occurence at Artenay of the species *Gomphotherium angustidens* (Cuvier) was first cited by Stehlin (1907). Then, a subcomplete dentition was described by Ginsburg and Antunes (1966). A second specimen with dentition (P4-M3) and associated fairly well represented skeleton is here described. Dentary morphology is characterized by a simple bunodont pattern, giving to it a zygodontoid (or subtapiroid) look, which is not equally marked on all teeth. On P^4 and M^3, valleys are free, due to the absence (P^4) or the weak developpment (M^3) of central conules. The subspecific term *Gomphotherium angustidens subtapiroides* (Schlesinger) can only be applied to the Artenay mastodont as a non taxonomic but morphotypic term. The simple

Source : MNHN, Paris

binominal definition *G. angustidens* (Cuvier) is adopted here. It implies an important intraspecific morphological variability. This simple bunodont pattern occurs also in several "species" like "*Trilophodon inopinatus*", "*Hemimastodon annectens*", "*Serridentinus mongoliensis*" and "*Trilophodon cooperi*", which are considered as synonyms of *G. angustidens*. The first miocene members of bunodont and zygodont lineages are little differenciated. This would imply a not too distant dichotomy. From this point of view, one cannot exclude *Palaeomastodon beadnelli* Andrews from the possible common ancestry. From the study of the skeleton it appears that *G. angustidens* from Artenay, though taller and less stocky resembled oligocene paleomastodonts from the Fayum, particularly in the shape of the astragalus and the atlas. Post-cranial skeleton is also relatively close to the skeleton of the zygodont mastodont "*Mastodon*" *atavus* Borissiak, which is the only other mastodont skeleton known from the Burdigalian. Differences lie on several characters of humerus, lunar, cuneiform and unciform. Compared to modern elephants the mastodont of Artenay was more stocky; the limbs were shorter; the arm was probably shorter than the leg; the vertebral column (and particularly the cervico-dorsal angle) shows that the head was in lower position; a saddle-like curve was present on the back, nearly like *Loxodonta africana*. One can say that the pattern of the skeleton relatively change little from paleomastodonts to early gomphotheres. Compared to paleomastodonts it can be said that the linear progression of the teeth (i. e.: M3 in function after loss of P4 and M1) represents the major innovation acquired by the first gomphotheres since little is known about their cranial anatomy.

Source : MNHN, Paris

I. — GÉNÉRALITÉS

Le gisement d'Artenay, situé à 20 km au nord d'Orléans (fig. 1), appartient à la formation burdigalienne des sables de l'Orléanais. Il était formé par deux sablières (Artenay-Autroche et sablière Boursier près d'Auvilliers). Thevenin en 1893 (cité par Denizot, 1927, p. 336), puis Mayet (1908, p. 47) en ont donné une coupe. La succession est classique : graviers de base ravinant le calcaire de Beauce aquitanien, sables blancs fossilifères, faciès marneux au sommet séparant les sables blancs des sables azoïques de Sologne rougeâtres. L'intercalation marneuse, appelée anciennement « marnes de l'Orléanais », n'est pas constante et selon Denizot (1927, pp. 341-2), Gigout, Horemans et Rasplus (1972, p. 4), il serait plus conforme de parler de la formation de Sologne-Orléanais, continue, dont la base est datée du Burdigalien et le sommet, d'âge précis incertain, sans doute Vindobonien.

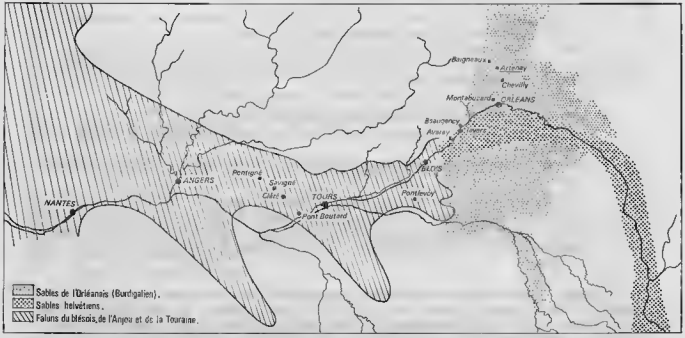

FIG. 1. — Principaux gisements du bassin de la Loire (France) ayant livré des mastodontes. (Carte redessinée d'après Denizot, 1927).
Vertebrate localities of Loire Basin (France) which yielded mastodonts. (Map redrawn from Denizot, 1927).

La faune d'Artenay fit d'abord l'objet des études de Stehlin (1907, p. 531) et de Mayet (1908, pp. 45-51). Le premier avait signalé l'existence de proboscidiens, contestée par le second. En fait Stehlin avait effectivement récolté un certain nombre de pièces conservées au Muséum de Bâle. Les fouilles nouvelles de Ginsburg de 1962 à 1967 à Artenay-Autroche ont donné, outre une faune importante,

Source : MNHN, Paris

une denture de *Gomphotherium angustidens* sub-adulte découverte en 1964 (nº Ar 1530 à 1548, MNHN) décrite par Ginsburg et Antunes (1966), puis une denture accompagnée d'une grande partie du squelette découverts en 1967 qui font l'objet de la présente description. La liste faunique mise à jour a été donnée par Ginsburg (1974, p. 155). La faune se caractérise par l'association *Brachyodus onoideus* et *Gomphotherium angustidens*, ce dernier arrivé par migration avec *Eotragus artenensis*. C'est le dernier niveau où l'on rencontre *Brachyodus onoideus*. En outre, *Steneofiber depereti*, *Brachypotherium aurelianensis*, *Palaeochoerus aurelianensis*, *Amphitragulus aurelianensis* et *Palaeomeryx kaupi* sont abondants. Cette faune se distingue de celles des niveaux burdigaliens plus anciens (Chitenay, Chilleurs-aux-Bois dans les Sables de l'Orléanais, Estrepouy en Aquitaine) par l'immigration de *G. angustidens* et *E. artenensis* et de celle des niveaux burdigaliens plus récents (Baigneaux, Chevilly dans les Sables de l'Orléanais, La Romieu en Aquitaine) caractérisée par l'arrivée des genres *Deinotherium*, *Bunolistriodon*, *Dorcatherium* et la disparition de *Brachyodus*.

Le mastodonte d'Artenay découvert en 1967 est ainsi représenté :

Denture : incisive supérieure dr. (Ar 1482) et g. (Ar 1483) ;
quatrième prémolaire dr. (Ar 1484) et g. (Ar. 1485) ;
première molaire supérieure g. (Ar 1486) ;
deuxième molaire supérieure dr. (Ar. 1487) et g. (Ar 1488) ;
troisième molaire supérieure dr. (Ar 1489) et g. (Ar 1490) ;
deuxième molaire inférieure dr. (Ar 1491 et g. (Ar 1492) ;
troisième molaire inférieure dr. (Ar 1493) et g. (Ar 1494).

Squelette : fragments craniens (Ar 1495 à 1499 incl.) ;
les sept vertèbres cervicales (C1 : Ar 42, C2 : Ar 43, C3 (fragmentaire) Ar 44 et 45, C4 : Ar 1509, C5 : Ar 46, C6 (fragmentaire) Ar 47, C7 : Ar 48) ;
neuf vertèbres dorsales (dont il manque souvent le corps) : D1 (Ar 49) ; D2 (Ar 50) ; D?4 (Ar 51) ; D5 ou 6 (Ar 52) ; D?7 (Ar 53) ; D8 ou 9 (Ar 54) ; D10 (Ar55) ; D entre 11 et 14 incl. (Ar 56) ; avant-dernière dorsale (Ar 57) ;
quatre fragments vertébraux sans numéro d'ordre (Ar 58 à 61) ;

côtes : nombreuses côtes souvent fragmentaires (Ar 64 à 99 incl.) ;
région articulaire de l'omoplate droite (Ar 62) et région articulaire gauche du bassin (Ar 63) ;
squelette appendiculaire : humerus g. (Ar 37) et dr. (Ar 38) ; cubitus g. (Ar 39) et dr. (Ar 41) ; radius g.

(Ar 40) ; scaphoïde g. (Ar 1500) ; semi-lunaire dr. (Ar 29) ; pyramidal dr. (Ar 30) ; trapézoïde dr. (Ar 31) et g. (Ar 35) ; unciforme dr. (Ar 32) ; métacarpien II (Ar 34) et IV (Ar 36) ; astragale g. (Ar 33) ; deux phalanges proximales (Ar 1501 et 1502) ; trois articulations proximales de phalanges (ar 1506, 1507 et 1508) ; trois articulations distales de métapodes (Ar 1503 à 1505).

Toutes les pièces dentaires étaient isolées, seuls quelques faibles fragments craniens ont pu être retrouvés. Tel fut le cas de la denture découverte en 1964. Pour expliquer une telle fossilisation Ginsburg et Antunes (1966, p. 139) pensent que lors des crues, les cadavres de gros animaux émergeaient en partie des sables déposés, crânes en particulier. « Dans le cas de notre Mastodonte, écrivent-ils, les dents détachées du crâne tombèrent par gravité ; les plus lourdes s'enfoncèrent sur place et les plus légères furent entraînées un peu plus loin par le faible courant d'eau restant. »

Ce squelette de mastodonte est le premier découvert dans le Burdigalien d'Europe occidentale. En 1936 Borissiak avait fait connaître un squelette, nommé *Mastodon atavus*, découvert dans les couches de Djilancik, d'âge burdigalien, dans la région de Turgai (Kazakhstan). Considéré par cet auteur comme l'ancêtre de *Gomphotherium angustidens*, il faut y voir plutôt un mastodonte zygodonte à la suite de Tobien (1973 *a*, p. 213, note 10), en fonction de la morphologie et des proportions des molaires qui sont très larges. Auparavant Blainville (1845, pp. 278-82, pl. XIII) décrivit et figura un squelette frag-

Source : MNHN, Paris

mentaire associé à une portion de mandibule de « *Mastodon angustidens* » découvert par Lartet dans le gisement vindobonien de Sansan. Au cours de nouvelles fouilles, Laurillard retrouva des ossements et plusieurs mandibules de mastodontes. Mais il ne mentionna pas de découverte d'un squelette appartenant à un seul individu. Pour monter le célèbre squelette exposé dans la Galerie de Paléontologie du Muséum national d'Histoire naturelle à Paris [tel que Gaudry (1878, fig. 226, p. 171) l'a figuré, c'est-à-dire les défenses supérieures dirigées vers le haut], Laurillard compléta le matériel exhumé en 1851 par une partie du squelette mis au jour par Lartet. L'ensemble est composite et construit à partir de trois ou quatre individus. Dès 1927, Abel avait critiqué, en termes vifs, la valeur de la reconstitution. D'autre part, la coexistence de *Gomphotherium angustidens* et de *Zygolophodon turicensis* est certaine à Sansan. En outre Tobien (1972, pp. 175, 183-4 ; 1973 *a*, pp. 255-61) a décrit dans ce gisement le genre *Platybelodon*. Il est donc impossible de se fonder sur ce squelette pour connaître l'anatomie de la première espèce citée. Enfin, tel qu'il est monté, ce squelette se prête difficilement à une étude détaillée. La découverte de l'individu d'Artenay est donc fort appréciable.

La découverte de proboscidiens miocènes complets ou sub-complets reste toujours un événement exceptionnel. En conséquence, leur systématique est fondée en grande partie sur des dents isolées. Cette classification, issue du monumental ouvrage d'Osborn (1936-1942), a souvent été critiquée. La découverte de spécimens bien représentés et bien datés est donc d'un grand intérêt. Wellnhofer (1969, p. 215) et Schmidt-Kittler (1972 *b*, p. 137) ont annoncé succinctement la découverte de deux squelettes d'âge respectivement « Tortonien » et Sarmatien dans la formation des molasses d'eau douce supérieures de Bavière. Ces découvertes avec celles de nombreux individus de l'espèce *G. angustidens* à Ampujuan près de Simorre (Ginsburg, de Muizon et Tassy, 1975, p. 1547) offrent une base nouvelle pour l'étude de ces animaux.

Abréviations

Les numéros de catalogue des pièces citées sont tous suivis des initiales des lieux de conservation. Les pièces d'Artenay déjà mentionnées appartiennent toutes aux collections de l'Institut de Paléontologie du Muséum national d'Histoire naturelle, Paris.

AC	Laboratoire d'Anatomie comparée du Muséum national d'Histoire naturelle, Paris.
ICT	Institut Catholique, Toulouse.
MB	Musée de Blois.
ML	Muséum d'histoire naturelle de Lyon.
MNHN	Muséum national d'Histoire naturelle, Paris (Institut de Paléontologie).
MO	Muséum d'histoire naturelle d'Orléans.
MT	Muséum d'histoire naturelle de Toulouse.
NMB	Naturhistorisches Museum, Basel.
NMW	Naturhistorisches Museum, Wien.
UL	Université Claude Bernard, Lyon-Villeurbanne (Département des Sciences de la Terre).
CM	collection de Muizon, Paris.
CQ	collection Quétin, Langeais.

II. — DESCRIPTION SYSTÉMATIQUE

Ordre Proboscidea Illiger, 1811
Sous-ordre Elephantoidea Osborn, 1921 (*sensu* Simpson, 1945)
Famille Gomphotheriidae Cabrera, 1929
Genre *Gomphotherium* Burmeister, 1837

Diagnose (d'après Beliaeva et Alekseeva, 1962, pp. 263-264 modifiée) : Crâne relativement bas. Région faciale longue. Région symphysaire de la mandibule moyennement à très allongée, dirigée vers le

Source : MNHN, Paris

bas. Denture tétrabelodonte. Succession horizontale des molaires. Dents jugales bunodontes, conules centraux prétrites présents dans les vallées, conules centraux postrites peu ou pas développés. Cément en faible quantité. M1, M2 trilophodontes, $\frac{3\text{-}4 + t}{4\text{-}5 + t}$ aux M3.

Discussion : Burmeister (1837, p. 795) introduisit comme suit le genre Gomphotherium : « *Mastodon*. Wie Elephas, aber die Backzähne mit 2 Reihen kegelförmiger Höcker-Von mehreren untergegangenen Arten findet man Knochen in Nordamerika, besonders am Ohio, daher Ohiothier.

Stosszähne in beiden Kiefern besass die gleichfalle untergegangene Gatt. *Gomphotherium* ».

Quoique fort incomplète cette définition oppose pour la première fois les mastodontes à quatre défenses (dont fait partie *G. angustidens*) au mastodonte zygodonte nord-américain *Mastodon americanus*. Ce n'est qu'en 1841 que Cloger (voir Osborn, 1942, p. 1374) précise que le genre est fondé sur l'espèce-type *G. angustidens* (en l'orthographiant *Gamphotherium*). Quoique non fondée sur une espèce type à sa création, *Gomphotherium* est préférable à *Trilophodon* (Falconer, 1857) longtemps utilisé, dont il ne fut pas non plus précisé d'espèce-type à sa création, opinion partagée par Simpson (1945, p. 248), Romer (1968, p. 199) et Tobien (1973 *a*, p. 205). L'opinion inverse est défendue par Osborn (1942, p. 1373).

Espèce-type : *Gomphotherium angustidens* (Cuvier, 1817).

Synonymie :

Mastodon angustidens Cuvier — Stehlin, 1907, p. 531.
Trilophodon angustidens (Cuvier) — Ginsburg et Antunes, 1966, p. 135, pl. I-V.
Trilophodon angustidens (Cuvier) — Ginsburg, 1972, p. 382.
Trilophodon angustidens (Cuvier) — Ginsburg, 1974, p. 155.

Lectotypus : M_2 dr. (Si 1, MNHN) figurée par Cuvier (1806, pl. I, fig. 4 ; 1812, pl. 1, fig. 4 et éditions suivantes des *Recherches*...), Osborn (1936, fig. 78, p. 121, fig. 190, p. 252, fig. 299, p. 340), Vaufrey (1955, *in* Grassé, t. XVII, fasc. 1, fig. 794, p. 789 ; 1958, *in* Piveteau, t. VI, fasc. 2, fig. 19, p. 208), Belyaeva et Alekseeva (1962, *in* Orlov, fig. 310, p. 264), Tobien (1973 *b*, fig. 6, p. 120).

Locus Typicus : Simorre (Gers).

Stratum typicum : Helvétien (Vindobonien moyen).

Diagnose :

Formule dentaire : $\frac{2J\ 0C\ 3D\ 2P\ 3M}{1\text{-}0J\ 0C\ 3D\ 2P\ 3M}$

Défenses supérieures de section ovale, munies d'une bande d'émail longitudinale. Défenses inférieures de section piriforme plus ou moins aplatie, sans bande d'émail, parfois absentes. Dents jugales bunodontes, molaires intermédiaires (D4, M1, M2) trilophontes, cément peu abondant, décalage des éléments prétrites par rapport aux éléments postrites (anancoïdie) faible.

Discussion : La liste synonymique n'intéresse que les mastodontes décrits ou cités à Artenay.

Après que Tobien (1972) ait montré que le « genre » *Serridentinus* Osborn, devait tomber en synonymie avec *Gomphotherium*, cet auteur a ramené à ce dernier genre l'espèce du Pliocène nord-américains *G. productum* (Cope) (voir la liste synonymique dans Tobien (1973 *a*, pp. 223 et 231-2)). La différence morphologique essentielle de cette espèce par rapport à celle de l'Ancien Monde réside dans la section arrondie des défenses inférieures selon Tobien (1973 *a*, p. 223, note 14).

Il n'existe pas de véritable diagnose de l'espèce *G. angustidens*. Osborn (1936, p. 405) avait utilisé

Source : MNHN, Paris

la description du lectotype par Cuvier (1806, p. 405) en tant que diagnose (« type description »). Cette description ne peut évidemment suffire. La diagnose proposée ci-dessus qui n'est principalement fondée que sur des caractères dentaires n'est que provisoire tant que l'anatomie crânienne de l'espèce n'est pas suffisamment connue.

Selon Anthony (1933), Anthony & Friant (1941) les incisives des proboscidiens, qui ne sont pas remplacées, sont les incisives de lait. En haut l'incisive permanente (défense) serait J3 (J2, l'incisive « transitoire » tombe assez rapidement ; c'est elle qui est souvent appelée « incisive de lait »). En bas l'incisive serait J1. D'après ses observations sur *Loxodonta africana*, Sikes (1971, p. 80-1) pense au contraire que l'incisive dite transitoire est une véritable dent de lait qui est remplacée par l'incisive définitive (défense). D'après Tobien (1973 *a*, p. 259) chez les mastodontes les incisives inférieures dites de lait sont les incisives définitives à l'état juvénile.

III. — DENTURE

La denture est celle d'un individu sub-adulte. Les P^3 sont déjà tombées, P^4 et M^1 sont usées mais n'ont pas été expulsées et les M^3, non en fonction, étaient en éruption lors de la mort de l'animal. Le mode particulier de remplacement dentaire chez les proboscidiens (deinothères exclus) fait que la découverte d'une telle série dentaire (P^4 à M^3) est chose rare. Il faut citer, outre la première denture découverte à Artenay, un palais de même âge individuel découvert dans le Burdigalien du Japon nommé « *Hemimastodon annectens* » par Matsumoto (1927), ainsi qu'un palais de *Gomphotherium angustidens* (Si 38, MNHN) découvert dans le Vindobonien de Tournan près de Simorre au siècle dernier et exposé dans la Galerie de Paléontologie du Muséum de Paris (pl. III). Sans axer les comparaisons sur une seule pièce, ce qui serait absurde en raison de l'importante variation dentaire individuelle des mastodontes, j'utiliserai ce dernier palais comme référence de l'espèce au Vindobonien dans les tableaux de mesures figurés. Une série dentaire comparable de *Zygolophodon turicensis* n'est pas connue.

III.1. — INCISIVES (pl. I)

La moitié antérieure environ de chaque défense a été recueillie. Chez *G. angustidens* les défenses sont divergentes et dirigées vers le bas. Le mouvement divergent s'accentue à peu près à mi-longueur de l'incisive. Sur les fragments antérieurs la courbure vers l'extérieur n'est donc pas apparente. Par contre, la courbure vers le bas est plus marquée sur la moitié antérieure. La particularité essentielle des défenses supérieures de nombreux mastodontes, dont *G. angustidens*, réside dans l'existence d'une bande d'émail longitudinale. Celle-ci est située en position inférieure à l'avant puis remonte progressivement en position latérale. Sur les deux fragments elle ne remonte que près de la fracture, soit à 40 cm de la pointe. La longueur totale des incisives devait être de l'ordre du mètre. Sur leur face médiale les défenses présentent une facette d'usure de 30 cm depuis la pointe. Cette usure est particulièrement accentuée chez un spécimen provenant du gisement burdigalien de La Romieu (Roman et Viret, 1934, p. 60). L'ivoire (dentine) présente sur sa surface, sous la pellicule supercielle de cément, les cannelures longitudinales classiques, également présentes chez *Z. turicensis* (v. Meyer, 1867, p. 54). La section transversale de la défense montre le guillochage de l'ivoire caractéristique des mastodontes et des éléphants. La section est ovale. Elle fait à droite, à 20 cm de la pointe, 46×52 mm (soit $1 = \dfrac{46 \times 100}{52} = 88.5$), et 56×70 mm ($1 = 80$) à 45 cm de la pointe. Cette variation est due à la compression médio-latérale qui s'accentue vers l'origine de la dent. On retrouve des sections ovales de mêmes proportions, avec des indices oscillant entre 79.5 et 94.5, sur des défenses isolées attribuées à *G. angustidens*, du Burdigalien de La Romieu (Bergounioux et Crouzel, 1960, p. 239), du Vindobonien de Sansan, Simorre ou encore de Sandelzhausen chez *G. angustidens subtapiroides* (Schmidt-Kittler, 1972 *a*, pp. 87-8). D'après

Source : MNHN, Paris

les quelques documents que l'on possède les défenses supérieures de *Zygolophodon turicensis* seraient plus comprimées. Lehmann (1950, pp. 165-6, fig. 26 à 30) a décrit les incisives supérieures de deux individus de cette espèce provenant du Sarmatien de Freising et Tutzing, également figurés par Osborn (1936, p. 697, fig. 657). D'après les mesures données par ces deux auteurs, l'indice est de 70.5 chez le premier individu (défenses de 50 cm de long) et varie de 68 à 60 de la pointe à l'origine chez le second (défense de 1 m de long). Il semble que cet aplatissement médiolatéral soit le seul critère de différenciation des défenses supérieures de *Gomphotherium angustidens* et *Zygolophodon turicensis*.

III.2. — P^4 (pl. II)

Tableau 1 : Mensurations des P^4 (en mm). — Table 1 : P^4 measurement (mm).

Localité	Niveau	Position	N°	L	l	$I = \frac{l \times 100}{L}$
Artenay	Burdigalien	dr.	Ar 1484	46	41	89
		g.	Ar 1485	(50)	44	91.5
		dr.	Ar 1530	43.5	42	96.5
		g.	Ar 1531	(41)	44	(102)
Simorre (Tournan)	Vindobonien	dr.	Si 38	42	37	88
		g.		40	35.5	88.5

Les deux prémolaires sont usées. La morphologie de la couronne de la P^4 g. est totalement effacée. Celle-ci, sans doute tératologique, ne possède qu'une seule racine centrale au lieu d'une pointe antérovestibulaire et d'une lame postéro-linguale comme sur la P^4 dr. qui est normale.

Les P^4 sont quadrangulaires. Les figures d'usure laissent voir une vallée ouverte et la réunion des tubercules postérieurs à leur base. Un bourrelet cingulaire vestibulaire existe. Ces caractères sont plutôt ceux d'une dent zygodonte. On les retrouve plus accentués encore sur les prémolaires décrites par Ginsburg et Antunes (1966, p. 140), plus grosses et relativement plus larges. De telles proportions et une morphologie semblable se rencontrent communément sur des P^4 d'âge burdigalien. Ainsi à La Romieu, le domaine de variation de l'indice de largeur est de 86.5 à 97.5 sur six dents. Morphologiquement les P^4 d'Artenay devaient être, non usées, semblables à la P^4 de La Romieu de *Gomphotherium angustidens* figurée par Roman et Viret (1934, pl. XII, fig. 3), d'indice de largeur 92, dont les tubercules postérieurs sont réunis à leur base. Il n'est pas rare de rencontrer ainsi, non seulement au Burdigalien mais à l'Helvétien inférieur (dents isolées des Ialuns et des sables du Blésois), des prémolaires de morphologie en quelque sorte intermédiaire entre la P^4 typiquement bunodonte de *G. angustidens* au Vindobonien (Sansan, Simorre), plutôt arrondie, à 4 tubercules principaux indépendants, deux conules centraux prêtrites dans la vallée, et celle de *Zygolophodon turicensis* dont les paralectotypes figurés par Schinz (1833, pl. I, fig. 2-3) et v. Meyer (1867, pl. II, fig. 2 et V, fig 1-3-4), plutôt trapézoïdes, à tubercules principaux unis pour former deux crêtes transversales, vallée ouverte, bourrelet cingulaire entourant toute la dent, très marqué sur le bord lingual. De tels spécimens sont souvent attribués à *Zygolophodon pyrenaicus* (Bergounioux, Zbyszewski et Crouzel, 1953, pl. LVIII, fig. 530; Bergounioux et Crouzel, 1960, p. 244). Il semblerait qu'au cours du Vindobonien les dents bunodontes deviennent plus régulièrement petites et étroites que les dents zygodontes. Il ne s'agit pas d'une règle absolue. Les P^4 du palais de Simorre-Tournan (Si 38, MNHN) sont encore larges.

Source : MNHN, Paris

III.3. — M^1 (pl. II)

TABLEAU 2 : Mensurations des M^1 (en mm). — TABLE 1 : M^1 measurements (mm).

Localité	Niveau	Position	N°	L	l_1	l_2	l_3	$I = \frac{l\,max \times 100}{L}$
Artenay	Burdigalien	g.	Ar 1486	(70)	(47)	(44)	46	(67)
		dr.	Ar 1534	79.5	51	54	52.5	68
		g.	Ar 1533	(84)	—	54	52	66
Simorre (Tourman)	Vindobonien	dr.	Si 38	67	(47)	47	43.5	(70)
		g.		70	51	47	44	72

La M^1 g., la seule retrouvée, est totalement usée et le relief occlusal est effacé. C'est une dent petite, relativement large qui rentre parfaitement dans le domaine de variation des dimensions de la M^1 au Vindobonien (Indice de largeur I = 61.5 à 72 à Simorre). Si l'on ne peut tirer aucun renseignement d'ordre morphologique sur cette dent, il faut rappeler que les figures d'usure des M^1 (Ar 1533 et Ar 1534, MNHN) de la denture d'Artenay décrite par Ginsburg et Antunes (1966, pl. III, fig. 3) laissent supposer que les vallées étaient libres, conférant une allure zygodontoïde à la dent, beaucoup plus grande, en outre, que celle du présent individu.

Une M^1 conservée au Muséum de Bâle (SO 3553, NMB) provenant d'Artenay est une dent fraîche, de grande taille (85 × 57 mm, I = 67), d'aspect nettement zygodonte. Le tubercule prétrite de la 2e colline est finement crénelé. La 3e colline est unie. Le bourrelet cingulaire, continu, entoure la couronne. Il existe un conule central prétrite dans la première vallée mais la seconde est vide.

III.4. — M^2 (fig. 2 ; pl. II)

TABLEAU 3 : Mensurations des M^2 (en mm). — TABLE 3 : M^2 measurements (mm).

Localité	Niveau	Position	N°	L	l_1	l_2	l_3	$I = \frac{l\,max \times 100}{L}$
Artenay	Burdigalien	dr.	Ar 1487	102	63	63	64	63
		g.	Ar 1488	103	62	63	65	63
		dr.	Ar 1536	119	71	70	69	59.5
		g.	Ar 1535	116	70	72	72	62
Simorre (Tourman)	Vindobonien	dr.	Si 38	—	60	62.5	—	—
		g.		103	61	63	60	61

Les M^2, de taille et d'indice moyens, sont légèrement plus petites et un peu plus larges que celles décrites par Ginsburg et Antunes (1966, p. 141). La différence de taille, sur ces deux individus, est de 20 % environ. De par leurs dimensions elles rentrent dans le domaine de variation des M^2 de *Gomphotherium angustidens* dans les niveaux plus récents (variation d'indice de largeur de I = 54.5 à 67.5 à Simorre, avec I = 61 pour les M^2 du palais Si 38 (MNHN). La morphologie des M^2 est bunodonte avec une tendance zygodontoïde due au faible développement des conules centraux prétrites. Une telle tendance existe, plus accentuée encore, sur les M^2 du premier individu découvert (Ginsburg et Antunes, 1966, pl. IV, fig. 1 a-b), dont les collines sont moins massives et les vallées plus larges. Le faible déve-

Source : MNHN, Paris

loppement des conules centraux, qui sont au nombre de deux par vallées, peut être considéré comme un caractère primitif car on décèle au Vindobonien une augmentation de taille de ces conules. Mais cette morphologie est connue dans les sables vindoboniens de Beaugency-Tavers (Tav 4, MNHN) et dans l'Helvétien Vb du Portugal (Bergounioux, Zbyszewski et Crouzel, 1953, pl. V, fig. 86). Schlesinger, (1917, pl. VII fig. 3), Schmidt-Kittler (1972 *a*, p. 86 ; pl. IV, fig. 1 a) ont figuré de telles M² provenant de niveaux contemporains des précédents (Karpatien et Badénien) respectivement à Eibiswald (Styrie) et Sandelzhausen (R.F.A.) en les attribuant à *G. angustidens subtapiroides*. Par contre, les M² du palais (96143, UL) figuré par Roman et Viret (1934, fig. 19 *a*, p. 156) provenant du Burdigalien de La Romieu possèdent des conules centraux prétrites bien développés. Les proportions sont semblables à celles des M² d'Artenay (L = 110 et 106 mm, l = 61 et 62.5).

Le cément est visible sur le flanc postérieur du talon, surtout sur la M² dr.

La M² est une dent triradiculée, munie d'une pointe dans le coin antéro-vestibulaire, d'une pointe bilobée le long de la moitié antérieure du bord lingual et d'une lame le long du bord postérieur et qui remonte dans le coin postéro-vestibulaire. Cette disposition est également celle de la M¹.

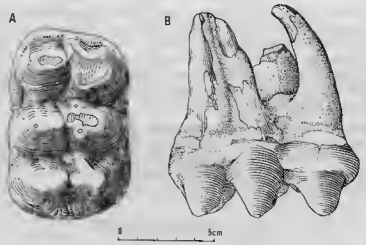

Fig. 2. — *Gomphotherium angustidens* (Cuvier), Artenay (France), M³ droite (Ar 1487, MNHN). A : vue occlusale, B : vue vestibulaire. × 1/2.
Gomphotherium angustidens (Cuvier), Artenay (France), right M³ (Ar 1487, MNHN). A : occlusal view, B : labial view. × 1/2.

III.5. — M³ (fig. 3 ; pl. II)

Tableau 4 : Mensurations des M³ (en mm). — Table 4 : M³ measurements (mm).

Localité	Niveau	Position	N°	L	l_1	l_2	l_3	l_4	$I = \frac{l\,max \times 100}{L}$
Artenay	Burdigalien	dr.	Ar 1489	148	77	78	75	53*	53
		g.	Ar 1490	149	79	(76)	74	52*	53
		dr.	Ar 1540	147	86	71	73	48*	57
		g.	Ar 1539	152	88	79	77	52*	58
Simorre (Tournau)	Vindobonien	dr.	Si 38	155.5	67	70	67	56**	45
		g.		155.5	—	67.5	68	60**	43.5

* : mensurations du bourrelet postérieur ; ** : mensurations de la 4e colline.

Source : MNHN, Paris

Les M^3 sont assez grandes et larges mais moins que les M^3 (Ar 1540-1539 ; MNHN) décrites par Ginsburg et Antunes, 1966, p. 140). Leur fort indice de largeur se rencontre plutôt sur des M^3 zygodontes chez lesquelles l'indice est toujours supérieur à 51 et atteint 62. Chez *G. angustidens* du Vindobonien de Simorre, la variation d'indice, établie sur 15 dents, va de I = 43.5 à 52. Il est intéressant de constater que la M^3 la plus étroite est la M^3 g. du palais Si 38 (MNHN) qui est associée à une M^2 assez large et à la plus large des M^1 de Simorre. De forts indices de largeur se rencontrent communément sur des M^3 burdigaliennes, à Baigneaux (So 3204, So 1833, NMB avec respectivement I = 53 et 56.5) à La Romieu (I = 48 à 52.5 sur six dents 278 v., 1696, 96143, UL ; sans nº IC), également dans le Vindobonien inférieur de Pontlevoy [sans nº, MB (moulage 3237, MNHN), I = 53.5].

Le caractère morphologique saillant est la trilophodontie des M^3. Il n'existe pas, en effet, de quatrième colline et de talon indépendants l'un de l'autre — comme sur la majorité des M^3 d'âge Vindobonien — mais un bourrelet disto-lingual divisé en tubercules plus nombreux sur la M^3 g. que sur la M^3 dr. D'autre part, le schéma de la couronne est simple. Les conules centraux prétrites sont peu développés et n'obstruent pas complètement les deux premières vallées, la troisième est vide. Derrière le tubercule vestibulaire de la première colline, le conule central postrite — bien développé sur la majorité des M^3 vindoboniennes (Tobien, 1973 *a*, p. 220, fig. 6) — est réduit à un simple bourrelet.

A la base de la couronne le cingulum est assez épais à l'avant, il ne forme pas toutefois de tubercule au débouché des vallées et n'entourc pas la dent comme sur des dents typiquement zygodontes. Par rapport au sillon médian le décalage vers l'avant des tubercules prétrites par rapport aux postrites est faible mais net sur la troisième colline.

Le cément est visible sur la M^3 g., sur le flanc antérieur des deuxième et troisième collines à la base du tubercule prétrite, dans la troisième vallée du côté lingual et sur le bourrelet cingulaire vestibulaire au niveau de la seconde colline.

La dent est triradiculée. Elle s'insère dans le maxillaire par une pointe antéro-vestibulaire, une pointe bilobée en position antéro-linguale et une lame étendue sur la moitié postérieure de la dent orientée selon un axe antéro-vestibulaire et postéro-lingual.

L'aspect zygodontoïde de ces M^3 est moins marqué que sur les M^3 de la denture décrite par Ginsburg & Antunes (1966, p. 140) car les collines sont massives et bunodontes et non pas comprimées et amincies à leur sommet. Les vallées, bien que dégagées, ne sont pas excessivement larges. Les conules centraux sont, par contre, plus réduits.

Une telle morphologie de la M^3 est fréquente chez *Gomphotherium angustidens* des niveaux burdigaliens, à Baigneaux (SO 1833, MB), à La Romieu (1696, 278 v, UL), au Portugal (Bergounioux, Zbyszewski et Crouzel, 1953, pl. X, fig. 112-3, L1X, fig. 538-9) dans les niveaux IV b et Va respectivement équivalents des niveaux d'Artenay et de Baigneaux-Chevilly-La Romieu (Antunes, Ginsburg, Torquato et Ubaldo, 1973, p. 2314). Cette morphologie se relie aux molaires typiques de l'espèce au Vindobonien par des intermédiaires où la quatrième colline, encore basse, est déjà distincte du talon (3237, MNHN, du Vindobonien inférieur de Pontlevoy). En outre le développement des conules centraux se fait indépendamment de l'acquisition d'une véritable quatrième colline. Les deux types trilophodonte et tétralophodonte existent conjointement à La Romieu (278 v et 96143 UL) sur des dents présentant par ailleurs des conules centraux bien développés. De Baigneaux proviennent des M^3 larges, trilophodontes à conules centraux bien développés (SO 1833, NMB) et des M^3 plus petites avec une quatrième colline tritubercule distincte d'un talon réduit. D'autre part, Schmidt-Kittler (1972 *a*, p. 86, pl. 4, fig. 1) figure une M^3 de petite taille (128 × 66.5 mm) attribuée à *G. angustidens subtapiroides* provenant du Badenien (Vindobonien inférieur ou moyen de Sandelzbausen, dont les vallées sont moyennement encombrées et dont un fort bourrelet postérieur correspond à la quatrième colline et au talon non distincts l'un de l'autre. Il n'y a donc pas de coupure nette dans la morphologie des dents d'âge Burdigalien et d'âge Vindobonien.

Source : MNHN, Paris

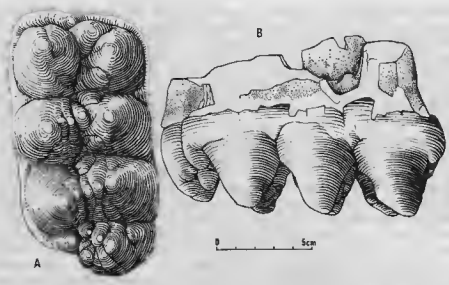

FIG. 3. — *Gomphotherium angustidens* (Cuvier), Artenay (France), même individu que fig. 2. M^3 droite (AR 1489, MNHN) A : vue occlusale, B : vue vestibulaire. × 1/2.
Gomphotherium angustidens (Cuvier), Artenay (France), same specimen as fig. 2. Right M^3 (AR 1489, MNHN). A : occlusal view, B : labial view. × 1/2.

III.6. — M_2 (fig. 4 ; pl. II)

TABLEAU 5 : Mensurations des M_2 (en mm). — TABLE 5 : M_2 measurements (mm).

Localité	Niveau	Position	N°	L	l_1	l_4	l_3	$I = \frac{l\,max \times 100}{L}$
Artenay	Burdigalien	dr.	Ar 1491	103	49	56	57	55.5
		g.	Ar 1492	104	50	58	59	56.5
		dr.	Ar 1537	118	55.5	65	67	57
		g.	Ar 1538	117	58	64	66	56.5
Simorre	Vindobonien	dr.	Si 1	116	53	60	64	55

Par leurs proportions, les M_2 de taille et d'indice de largeur moyens, sont proches du paralectotype de *Gomphotherium angustidens* de Simorre (Si 1, MNHN). Les M_2 (Ar 1537-1538, MNHN) de la denture décrite par Ginsburg et Antunes (1966, p. 141) sont plus grandes, plus hautes mais aussi larges. L'élargissement de la dernière colline, caractéristique des D_4, M_1, M_2, est pourtant fort variable. La variation de l'indice de largeur est de I = 51.5 à 62 dans le Burdigalien de La Romieu (sur 7 dents) et de I = 55 à 67 dans le Vindobonien de Simorre (sur 9 dents). Par contre, l'importante variation de taille entre les M_2 des deux dentures d'Artenay est comparable à celle rencontrée à La Romieu sur un plus grand nombre de dents (variation de la longueur L = 101 à 130 mm).

Morphologiquement les M_2 ne se distinguent de celle typique de l'espèce *G. angustidens* de Simorre (Si 1, MNHN) que par la moindre taille des conules centraux prétrites. Les collines sont bunodontes, avec quatre tubercules par colline. L'usure de la première colline fait apparaître la figure en trèfle typique des dents bunodontes. Les M_2 décrites par Ginsburg et Antunes (*op. cit.*) sont plus zygodontoïdes en ce sens que les vallées sont largement ouvertes et les figures des conules centraux prétrites sont en « languettes » ainsi qu'on les rencontre sur des molaires zygodontoïdes (Schlesinger,

Source : MNHN, Paris

1917, p. 37, Lehmann, 1950, p. 159). Toutefois, la division binaire des collines et le faible indice de largeur sont des caractères de dents bunodontes. Il existe en outre, sur les M_2 des deux dentures d'Artenay, un décalage des éléments prétrites par rapport aux postrites de part et d'autre du sillon médian (anancoïdie), surtout marqué à la dernière colline. Chez le genre *Zygolophodon* les collines forment des crêtes rectilignes.

La M_2, biradiculée, possède une pointe antérieure bilobée et une pointe postérieure quadrilobée.

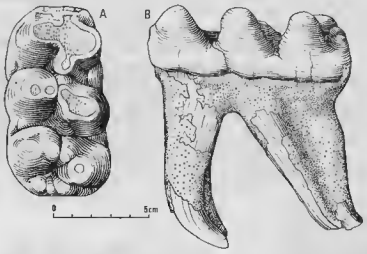

FIG. 4. — *Gomphotherium angustidens* (Cuvier), Artenay (France), même individu que figs. 2-3. M_3 droite (Ar 1491, MNHN). A : vue occlusale, B : vue linguale. × 1/2.
Gomphotherium angustidens (Cuvier), Artenay (France), same specimen as figs 2-3. Right M_3 (Ar 1491, MNHN). A : occlusal view, B : lingual view. × 1/2.

III.7. — M_3 (fig. 5 ; pl. II)

TABLEAU 6 : Mensurations des M_3 (en mm). — TABLE 6 : M_3 measurements (mm).

Localité	Niveau	Position	N°	L	l_1	l_2	l_3	I_4 $I = \frac{l\,max \times 100}{L}$	
Artenay	Burdigalien	dr.	Ar 1493	161	66	70	68	58	43.5
		g.	Ar 1494	162	65	68.5	69	58.5	42.5
		dr.	Ar 1541	179	77	80	79	62	45
		g.	Ar 1542	175	76	77	76	62	44
Simorre (Ampujuan)		dr.*	c.M.	127	52	55	52.5	44	43.5
		g.*	c.M.	131	55	54.5	57	48	43.5
		g.*	c.M.	180	70	70	70	62	39

* : variation de taille maximale au niveau de Simorre.

Les M_3 sont d'assez grande taille et d'indice de largeur moyen. Elles rentrent dans le domaine de variation de taille de l'espèce *Gomphotherium angustidens* (I de largeur = 39 à 47 sur trois dents à La Romieu ; I = 39 à 45 sur douze dents à Simorre). La plus grande taille des M_3 (Ar 1541-Ar 1542, MNHN) décrites par Ginsburg et Antunes (1966, p. 141) est encore surpassée par des M_3 bunodontes d'âge burdigalien, à Chevilly (SO 4318 NMB, 186 × 81 mm), à La Romieu (sans n°, UL, 190 × 75 mm). La variation de taille des M_3 est donc très grande, dès le Burdigalien.

Source : MNHN, Paris

La morphologie de la couronne est bunodonte. Les quatre collines sont toutes divisées binairement en quatre tubercules, deux prétrites et deux postrites, séparés par le sillon médian visible tout le long de la dent. La taille des tubercules médians (mésoconelets) décroît de l'avant vers l'arrière. Au Vindobonien, un ou les deux mésoconelets régressent totalement à la quatrième colline. Les conules centraux prétrites, au nombre de deux par vallée, sont de taille moyenne diminuant également de l'avant vers l'arrière. Le talon, petit, encore accroché à la dernière colline est divisé en trois tubercules à g. et deux à dr. Le cément est visible sur la M_3 g., situé dans la troisième vallée du côté vestibulaire et entre la dernière colline et le talon.

La dent est biradiculée. Elle possède une pointe bilobée le long du bord antérieur, une lame postérieure à cinq lobes, deux vestibulaires et trois linguaux, d'axe antéro-lingual et postéro-vestibulaire.

Une M_3 fragmentaire d'Artenay (SO 3778, NMB) dont il manque la première colline est d'une taille exceptionnelle. Le fragment a une longueur de L = 152 mm et une largeur de l = 91 mm à la deuxième colline. La dent complète devait atteindre une longueur de 210 mm environ. Seules une M_3 zygodonte de Simorre (Sí 27, MNHN, figurée par Lartet, 1859, Pl. XV, fig. 3) et la M_3 de « *Mastodon pyrenaicus* » du Vindobonien supérieur de l'Isle-en-Dodon (HGP 73, MNHN, figurée par Lartet, 1859, Pl. XV, fig. 5) atteignent ou dépassent ce chiffre. Le fragment n'est pas usé, les collines sont hautes et puissantes mais amincies à leur sommet. Il y a deux conules centraux par vallée. Le cingulum est épaissi vers l'arrière de la dent. Des traces de cément sont visibles dans la dernière vallée et entre la dernière colline et le talon.

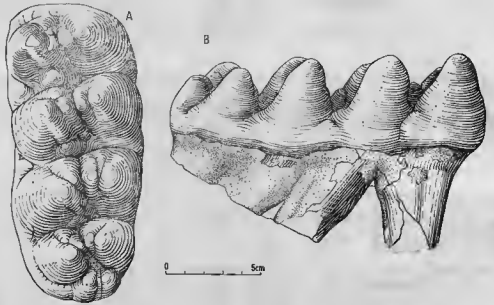

FIG. 5. — *Gomphotherium angustidens* (Cuvier), Artenay (France) même individu que figs. 2-3-4. M_3 gauche (Ar 1494, MNHN). A : vue occlusale, B : vue linguale. × 1/2.
Gomphotherium angustidens (Cuvier), Artenay (France), same specimen as figs. 2-3-4. Left M_3 (Ar 1494, MNHN). A : occlusal view, B : lingual view. × 1/2.

III.8. — CONCLUSIONS

En conclusion, cette denture se caractérise par ce qu'on peut appeler une bunodontie simple (vallées dégagées en fonction du faible développement des conules centraux). Cette morphologie confère à la denture un aspect zygodontoïde (encore nommé subtapiroïde) plus marqué aux dents supérieures qu'aux dents inférieures, accusé par la largeur de certaines dents (P^4, M^3). Cette morphologie n'est toutefois pas zygodonte en ce sens qu'il n'y a pas de compression des collines entraînant la formation de crêtes, ni d'amincissement des tubercules à leur sommet, ni leur prolifération sur chaque crête.

Source : MNHN, Paris

Le tableau 7 résume les caractères des deux dentures d'Artenay. Parfois une croix indique pour une même dent des caractères à la fois zygodontes et bunodontes dans le cas d'indices de largeur rentrant dans la zone de variation commune aux deux types. Aucune appréciation morphologique n'est donnée dans le cas des M^1 qui sont usées. La denture (Ar 1530 à 1548 ; MNHN) décrite par Ginsburg et Antunes (1966) représente en quelque sorte une accentuation des tendances relevées sur la seconde denture : morphologie plus zygodontoïde, dents plus larges. Il convient de souligner une fois encore que l'association de P^4 assez grandes, presque carrées dont les vallées sont ouvertes et dont les figures d'usure indiquent la formation d'une crête postérieure, qui pourraient appartenir au genre *Zygolophodon* (de même que les M^2 (Ar 1535-1536 ; MNHN)) et de M_3 classiquement bunodontes souligne la difficulté de déterminer des dents isolées de mastodontes miocènes avec exactitude.

Tableau 7 : Principaux caractères morphologiques et dimensionnels des deux dentures découverte à Artenay.

Table 7 : Principal morphological and metric characters of the two dentitions from Artenay.

Denture	Morphologie		Indice		
	bunodonte	zygodonte	bunodonte	zygodonte	
P^4		+	+	+	Z
M^1	?	?	+	+	O
M^2	+		+	+	B
M^3		+		+	ZZ
M_3	+		+		BB
M_3	+		+		BB
P^{4*}		+		+	ZZ
M^{1*}		+	+	+	Z
M^{2*}		+	+	+	Z
M^{3*}		+		+	ZZ
$P_4{}^*$	+		+		BB
$M_1{}^*$	?	?	+	+	O
$M_2{}^*$		+	+		O
$M_3{}^*$	+		+		BB

* : denture décrite par Ginsburg et Antunes, 1966.
* : dentition described by Ginsburg and Antunes, 1966.

III.9. — AFFINITÉS

Les seules séries dentaires datées du Burdigalien, en dehors de celles d'Artenay, proviennent d'URSS dans la région de Turgai (Kazakhstan) avec « *Trilophodon (Serridentinus ?) inopinatus* » décrit par Borissiak et Beliaeva (1928) et du Japon avec « *Hemimastodon annectens* » décrit par Matsumoto (1927). Ces formes provinnent respectivement des couches de Djilancik et de Hiramaki considérées comme burdigaliennes (Thenius, 1959, pp. 116-129). « *Hemimastodon annectens* » est fondé sur un palais sub-adulte (série P^4 à M^3, M^3 non usées). « *Trilophodon inopinatus* » est fondé sur des restes appartenant à différents individus dont un maxillaire d'adulte avec les défenses et M^2-M^3, associé à la mandibule qui porte M_2 et M_3 et un autre maxillaire avec M^3-M^2 ainsi que des dents isolées dont P^4 et une défense inférieure. Ces dentures ont en commun avec celle d'Artenay la morphologie générale bunodonte simple (vallées dégagées, faibles conules centraux), les proportions (dents supérieures larges), la forme quadrangulaire des P^4, la trilophodontie des M^3. Les dents sont plus petites que celles des deux individus d'Arte-

Source : MNHN, Paris

nay. Chez « *T. inopinatus* », les dimensions de la M^3 sont 126 × 75 mm, soit I = 59.5, de la M_3 sont 139 × 62 mm, soit I = 44.5, d'après mensurations de Borissiak et Beliaeva (1928, pp. 244-7) ; la M^2 associée à la M^3 (utilisées pour le profil de la fig. 6) est très large ; celle, par contre, associée à la M^3 a un indice de largeur comparable (I = 61) à celui des M^2 des autres profils. Chez « *H. annectens* », M^1 est très large, M^3 est courte, 116 × 68 mm, soit I = 58.5, d'après mensurations de Matsumoto (1927, p. 5).

La figure 6 résume les caractères dimensionnels de ces dentures ainsi que du palais de Simorre-Tournan (Si 38, MNHN). Ce dernier se distingue par la réduction de taille des P^4 et l'étroitesse des M^3. L'identité morphologique et dimensionnelle (dans le cas des proportions car la variation de taille absolue est moins significative) permet d'envisager le regroupement taxonomique de ces formes si éloignées géographiquement. Déjà Tobien (1973 *a*, pp. 213-4) avait rapproché ces « espèces » de *Gomphotherium angustidens*.

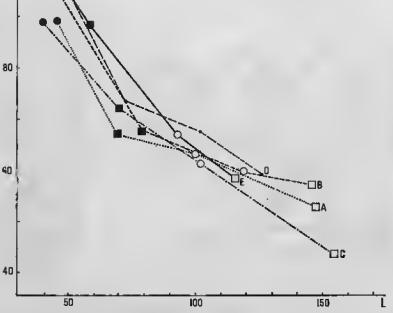

Fig. 6. — Profil des séries dentaires supérieures de *Gomphotherium angustidens* (A, B, C), de « *Trilophodon inopinatus* » (D) et « *Hemimastodon annectens* » (E). A : Artenay, B : Artenay, denture décrite par Ginsburg & Antunes, 1966, C : Simorre-Tournan, Si 38 MNHN, D : Turgai, URSS, d'après mensurations données par Borissiak & Beliaeva, 1928 (composite), E : Mino, Japon, d'après mensurations données par Matsumoto, 1927.

Shape of upper toothrows of *Gomphotherium angustidens* (A, B, C), " *Trilophodon inopinatus* " (D) and " *Hemimastodon annectens* " (E). A : Artenay, France, B : Artenay, France, dentition described by Ginsburg & Antunes, 1966, C : Simorre-Tournan, France, Si 38 MNHN, D : Turgai, USSR (composite), data from Borissiak & Beliaeva, 1928, E : Mino, Japan, data from Matsumoto, 1927.

D'autres spécimens, moins bien représentés, d'âge Burdigalien, ont une morphologie dentaire comparable à celle des individus d'Artenay. En Mongolie, *Serridentinus mongoliensis* Osborn est décrit sur une denture fragmentaire difficilement interprétable, présentée par Osborn (1936, pp. 396-7, fig. 354) comme deux séries mandibulaires droite et gauche. Tobien (1972, p. 173) a rapporté cette « espèce » à *G. angustidens*, et rectifié le numéro d'ordre erroné de molaires fragmentaires. Ainsi la M_2 serait la

Source : MNHN, Paris

M_3 g. Les M_3 sont de petite taille (138 × 63 mm) et présentent une remarquable simplification de la dent qui est constituée par trois collines et un talon. Comme l'a suggéré Tobien (1972, p. 173, note 9) l'état des pièces ne permet pas de dire s'il s'agit bien de M_3 et non de M^3. Mais l'importance de la crête récurrente antérieure, le décalage (anancoïdie) vers l'avant des tubercules prétrites par rapport aux tubercules postrites sont des caractères de M^3 dont la morphologie serait alors conforme à celle des M^3 trilophodontes du Burdigalien. Dès 1922, Cooper avait décrit « *Bunolophodon angustidens* » (nommé « *Trilophodon cooperi* » par Osborn) dans le Burdigalien du Belouchistan (Bugti Hills) sur des dents bunodontes simples, de petite taille (M^3 trilophodonte de dimensions 128 × 72 mm, soit I = 56) et un palais de jeune qui possède des P^4 quadrangulaires (Cooper, 1922, p. 611, fig. 11). Une certaine variation du développement des conules centraux est également perceptible sur les M^2 (Cooper, 1922, fig. 1, p. 611 et pl. I, fig. 2). Enfin, dans le Burdigalien de Mogbara « *Mnstodon angustidens lybica* » a été décrit par Fourtau (1920) sur un maxillaire fragmentaire muni de M^2 et M^3. La M^3 est de taille moyenne (143 × 86 mm) mais très large (I = 59). La quatrième colline est mieux séparée du talon que sur les M^3 d'Artenay.

IV. — DISCUSSION SYSTÉMATIQUE

L'attribution du mastodonte d'Artenay à l'espèce *Gomphotherium angustidens* implique que l'on admet une importante variation morphologique dentaire chez cette espèce. La nature polymorphe de celle-ci a été soulignée par différents auteurs dont Stehlin (1925), Mc Innes (1942), Lehmann (1950), Ginsburg et Antunes (1966), Tobien (1972, 1973 *a*). Par rapport aux molaires typiques de l'espèce du Vindobonien de Simorre, par exemple, l'ensemble de la denture d'Artenay, datée du Burdigalien, se caractérise par la simplicité morphologique de la couronne (vallées ouvertes, faible taille des conules centraux, M^3 trilophodontes), par le fort indice de largeur des M^3, caractères partagés par la première denture découverte à Artenay (Ginsburg et Antunes, 1966). On a vu toutefois que si les P^4 et les M^3 présentaient une tendance zygodontoïde, les M_2 ne différaient du lectotype de l'espèce *Gomphotherium angustidens* de Simorre (Si 1, MNHN) que par le développement moindre des conules centraux, qui rentre parfaitement à l'intérieur de la variation intraspécifique. Il a été montré également que les dents les moins typiques (P^4, M^3), pouvaient être réunies par différents intermédiaires morphologiques aux formes typiques. Ces intermédiaires existent aussi bien dans des niveaux Burdigaliens que Vindoboniens. Ceci, par conséquent, ne permet pas d'établir une sous-espèce de valeur chronostratigraphique au Burdigalien sur les caractères des dentures d'Artenay. C'est d'autant plus « regrettable » qu'un certain nombre d' « espèces » burdigaliennes eurasiatiques et d'Afrique du Nord présentait une morphologie comparable (« *Hemimastodon annectens* », « *Trilophodon inopinatus* », « *Serridentinus mongoliensis* » « *Mnstodon angustidens libyca* » « *Trilophodon cooperi* »), et, à la suite de Tobien (1973 *a*, pp. 211-3-4), il n'est pas douteux qu'il faille les réunir.

La variabilité morphologique intra-spécifique est grande sur une molaire de type bunodonte. Des variations à la fois individuelles et entre des populations locales, géographiques, jouent très certainement un rôle. Celui-ci peut masquer dans une certaine mesure l'évolution de la structure dentaire au sein de l'espèce *Gomphotherium angustidens* au cours du Miocène. Les dents isolées du gisement burdigalien de La Romieu déjà étudiées par Roman et Viret (1934) et Bergounioux et Crouzel (1960), sont révélatrices de ce point de vue Je ne retiens que le seul cas des P^4 et de M^3 dont on a vu chez l'individu d'Artenay qu'elles étaient les plus éloignées de la morphologie typique. Sur six P^4 (1962, cinq dents marquées 1697, UL), une seule n'a pas de conules centraux mais les tubercules postérieurs sont séparés, une autre a ses tubercules postérieurs unis (figurée par Roman et Viret, 1934, pl. XII, fig. 3), une autre encore montre un décalage anancoïde sur la deuxième colline. Sur sept M^3 observées (UL, IC, NMB), la variation de taille et morphologique est remarquable. La variation de taille atteint 25 % (L = 125 à 160 mm). Les M^3 sont trilophodontes (278 v, 1696, UL), tétralophodontes (M^3 du palais 96143, UL, figuré par Roman et Viret, 1934, p. 56) ou intermédiaires avec une quatrième colline et un talon en voie d'individualisation (1696 bis, UL ; sans n°, IC). En outre la taille des conules centraux varie indépendamment de l'acquisition d'une véritable 4e colline (278 v, UL, trilophodonte

Source : MNHN, Paris

avec forts cones centraux). Des M^3 isolées de Baigneaux (niveau de La Romieu) présentent une même variabilité. Toutes ces pièces, quelle que soit la simplicité de la couronne, ont un cachet bunodonte (collines massives, tubercules arrondis). Seul un fragment antérieur de M^3 figuré par Roman et Viret (1934, fig. 25, p. 62), montre un amincissement des collines à leur sommet.

C'est également dans ce sens qu'il faut interpréter la tendance zygodontoïde plus accentuée, au moins sur certaines dents, de la denture décrite par Ginsburg et Antunes (1966). Il reste que le problème d'un autre taxon déjà zygodonte se pose à Artenay sur une M^1 isolée (SO 3553, NMB), et un fragment de M_3 (SO 3778, NMB) déjà décrits. Schlesinger (1917, p. 37) avait proposé de nommer *Mastodon* (*Bunolophodon*) *angustidens forma subtapiroidea* une forme caractérisée par des dents de morphologie intermédiaire entre les dents bunodontes et tapiroïdes (c'est-à-dire zygodontes). Les pièces provenaient du gisement d'Eibiswald (Styrie) d'âge Karpatien, équivalent de l'Helvétien selon Mottl (1970, p. 81). Récemment, Schmidt-Kittler (1972 *a*) décrit *Gomphotherium angustidens subtapiroides* dans les molasses badéniennes de Sandelzhausen (niveau proche de Sansan). Lehmann (1950) avait discuté de la variabilité dentaire de *G. angustidens* et tout en déniant une valeur systématique aux termes « bunodonte », « zygodonte » et « subtapiroïde », il avait conservé trois taxons au niveau de la sous-espèce. Le terme subtapiroïde permet, effectivement, d'exprimer le cachet morphologique d'une denture, mais il ne semble pas que *G. a. subtapiroides* soit un taxon différent au sens taxonomique, de la forme typique.

Il n'est pas dans le but de cet article de discuter en détail du problème souvent abordé d'une forme intermédiaire entre *G. angustidens* et *Z. turicensis*. Récemment Tobien (1972, pp. 171-3, t. 8 ; 1973 *a*, p. 210) ne retient pas l'existence d'une telle forme. Il convient d'abord de souligner que *Zygolophodon turicensis* reste une espèce plus mal connue que *G. angustidens* et qu'on en connaît pas de série dentaire comparable à celles d'Artenay ou du palais de Simorre-Tournan (Si 38, MNHN). Je préciserai seulement que j'interprète la morphologie zygodontoïde (ou subtapiroïde) des dents d'âge burdigalien comme étant un morphotype simple de la denture bunodonte ; la réalisation de la bunodontie plus marquée se généralisant au Vindobonien. Le problème reste entier dans le cas de certaines dents isolées vindoboniennes, de morphologie zygodontoïde, attribuées généralement à *Zygolophodon pyrenaicus* (Lartet *in* Falconer, 1857). Il s'agit en particulier des M3 (HGP 72, HGP 73, MNHN) provenant de l'Isle-en-Dodon (Haute-Garonne) du niveau 13 dans la stratigraphie du bassin aquitain établie par Crouzel (1956, p. 122), c'est-à-dire au-dessus du niveau de Simorre, figurées par Lartet (1859, pl. XVI, fig. 5-9) ; et de la M^1 du Vindobonien sup. de La Grive Saint-Alban (LGr 933, ML) figurée par Viret (1961, pl. V, fig. 16 a-b). Les dents de l'Isle-en-Dodon sont d'une taille exceptionnelle et sortent clairement du domaine de variation morphologique de *Gomphotherium angustidens*. Celle de La Grive Saint-Alban (ainsi qu'une M_1, LGr 948, ML) est de taille moyenne. Viret (1961, p. 78) avait également attribué à « *Mastodon pyrenaicus* » une incisive supérieure sans bande d'émail, en faisant remarquer toutefois sa conservation imparfaite. Bien que Lartet (1869, p. 488) puis Osborn (1936, p. 206) aient fait rentrer ce caractère dans la diagnose de *Zygolophodon pyrenaicus*, il convient de souligner que l'association de défenses sans bande d'émail et de molaires bunodontes à tendance zygodontoïde n'a jamais été confirmée. Par contre, les défenses supérieures sans bande d'émail mises au jour sont, soient des défenses très fragmentaires, soient très usées où le cément et la bande d'émail ont sauté laissant voir l'ivoire cannelé mis à nu. Je rappelle enfin que, dès 1925, Stehlin avait discuté et rejeté la validité de l'espèce et que dans la majorité des pièces attribuées à cette espèce que j'ai pu observer, une telle opinion me semble tout à fait raisonnable.

En conclusion, il ressort de l'étude de la denture de *Gomphotherium angustidens* d'Artenay que la variation morphologique dentaire de l'espèce est considérable. En outre, si la bunodontie simple est plutôt répandue au Burdigalien qu'au Vindobonien, la règle souffre des exceptions qui ne permettent pas, dans l'état actuel de nos connaissances, de définir chez *Gomphotherium angustidens* une sous-espèce burdigalienne ayant valeur chronostratigraphique. D'autre part, la sous-espèce *Gomphotherium angustidens subtapiroides* (Schlesinger) peut être considérée comme un morphotype non distinct taxonomiquement de l'espèce typique. En dernier lieu, l' « espèce » *Zygolophodon pyrenaicus* apparaît mal définie. Si la majorité des pièces qui lui sont attribuées peut être rapportée soit à *Gomphotherium angustidens* soit à *Zygolophodon turicensis*, il reste quelques cas non résolus. L'hypothèque ne pourra sans doute être levée qu'à l'issue d'une révision des proboscidiens miocènes actuellement en cours.

Source : MNHN, Paris

V. — SQUELETTE AXIAL

V.1. — VERTÈBRES CERVICALES

Atlas (figs. 7, 9)

TABLEAU 8 : Mensurations de l'atlas (en mm). — TABLE 8 : Atlas measurements (mm).

	1	2	3	4	5
Palaeomastodon (d'après Andrews, 1906)	—	245	147	—	0,60
Gomphotherium angustidens (Artenay, Ar 42, MNHN)	(300)	203	161	92	0,79
cf. Gomphotherium angustidens (Baigneaux, Ba 47, MNHN)	—	250	(190)	89	0,76
Gomphotherium angustidens (Sansan, Sa 2825, MNHN)	—	207	186	87	0,90
Tetralophodon cf. longirostris (d'après Bach, 1910)	(414)	253	189	—	0,75
Prodeinotherium hobleyi (d'après Harris, 1973)	287	184	172	112	0,93
Loxodonta africana (jeune, 1900-187, AC)	265	186	171	102	0,91

1 : Largeur maximale prise aux ailes.
2 : Largeur maximale des facettes articulaires pour les condyles.
3 : Hauteur maximale.
4 : Hauteur du trou vertébral.
5 : Indice de hauteur (mens. 3/2).

L'atlas a une morphologie éléphantine. Il se distingue essentiellement de celui de *Loxodonta africana* et des éléphantidés en général par son aplatissement plus marqué : le contour passant par le bord externe des fosses glénoïdes et par les arcs dorsal et ventral est elliptique et non sub-circulaire. L'arc dorsal est élargi comme chez les éléphantidés, ce qui implique une insertion comparable du *rectus* (*capitis*) *posterior minor*, mais il est aminci antéro-postérieurement ce qui est probablement un caractère juvénile. Le canal rachidien est large, les ailes (apophyses transverses) dont l'extrémité est brisée, sont dirigées vers le haut comme chez les éléphantidés et non horizontalement comme chez le deinothère burdigalien *Prodeinotherium hobleyi* du Djebel Zelten (Harris, 1973, p. 320, fig. 8). Les facettes axoïdiennes ont une forme grossièrement pentagonale et s'unissent à la *fovea dentis* médiane où repose l'apophyse odontoïde de l'axis. Cette coalescence est sans doute un caractère juvénile.

On connaît des atlas isolés du type de celui d'Artenay, bas et élargis, dans le Burdigalien de France à Baigneaux (Ba 47, MNHN), à La Romieu (UL, sans n°), d'URSS dans le Kazakhstan chez « *Mastodon* » *atavus* décrit par Borissiak (1936, p. 191) ainsi que chez le mastodonte « pontien » *Tetralophodon longirostris* (Bach, 1910, p. 73 ; pl. VII, fig. a-c). Chez *Palaeomastodon* de l'Oligocène du Fayoum l'ellipse de l'atlas est plus aplatie encore (Andrews, 1906, p. 144 ; pl. VII, fig. 3). Blainville (1845, pp. 278-9, pl. XIIf) a, par contre, décrit et figuré un atlas de Sansan (Sa 2825, MNHN) de contour subcirculaire, beaucoup plus massif et trapu que celui d'Artenay. Ceci peut s'expliquer par la variation et l'âge individuels. Un exemple de variation calculée sur 35 atlas d'*Elephas falconeri* (Ambrosetti, 1968, p. 361), indique d'après les chiffres donnés par l'auteur que l'indice de hauteur de l'atlas varie entre 0.74 et 1.00. L'atlas de *Prodeinotherium hobleyi* du Djebel Zelten (Harris, 1973, p. 320) est différent, proportionnellement plus haut (I = 0.93) en fonction non seulement de la largeur moindre des fosses glénoïdes mais aussi de la hauteur des arcs dorsal et ventral.

Source : MNHN, Paris

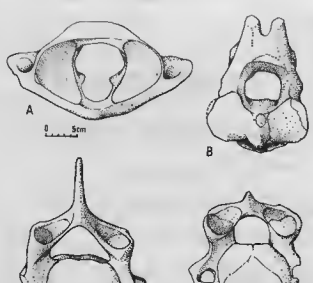

FIG. 7. — *Gomphotherium angustidens* (Cuvier), Artenay (France). Vertèbres cervicales (vue antérieure). A : atlas (Ar 42, MNHN), B : axis (Ar 43, MNHN), C : 5e cervicale (Ar 46, MNHN), D : 7e cervicale (Ar 48, MNHN). × 1/6.
Gomphotherium angustidens (Cuvier), Artenay (France). Cervical vertebras (anterior view). A : atlas (Ar 42, MNHN), B : axis (Ar 43, MNHN), C : 5th cervical V. (Ar 48, MNHN), D : 7th cervical v. (Ar 48, MNHN). × 1/6.

Axis (figs. 7, 9)

TABLEAU 9 : Mensurations de l'axis (en mm). — TABLE 9 : Axis measurements (mm).

	1	2	3	4
Palaeomastodon (d'après Andrews, 1906)	200 +	—	—	—
Gomphotherium angustidens (Ar 43, MNHN)	(226)	(165)	50	55
Tetralophodon cf. longirostris (d'après Bach, 1910)	293	211	51	66
Prodeinotherium hobleyi (d'après Harris, 1973)	177 +	175	50	52
Loxodonta africana (jeune, 1900-187, AC)	195	164	51	58

1 : Hauteur maximale.
2 : Largeur maximale.
3 : Hauteur du canal vertébral.
4 : Largeur du canal vertébral.

Haut et gracile l'axis d'Artenay est déjà plus proche de celui des éléphantidés que de celui de *Palaeomastodon* figuré par Andrews (1906, pl. XVI, fig. 1) qui est beaucoup plus massif. Néanmoins un certain nombre de caractères le distingue de celui de *Loxodonta africana*. Les facettes axoïdiennes sont plus vastes. L'apophyse odontoïde est plus proéminente, elle s'articule avec la *fovea dentis* de l'atlas par une facette ventrale indépendante des facettes atloïdiennes. L'articulation avec la 3e cervicale se fait selon une facette postérieure triangulaire de plus grand côté dorsal et non ventral. Le bec de l'apophyse épineuse fait saillie sur toute la largeur de l'apophyse. Les postzygapophyses sont convexes vers l'arrière,

Source : MNHN, Paris

L'apophyse épineuse où s'insèrent les muscles *semispinalis, rectus (capitis) posterior major, rectus posterior externus*, et *obliquus inferior* est haute et fortement creusée par le sillon longitudinal sur toute sa profondeur. Chez *Tetralophodon longirostris* figuré par Bach (1910, pl. VII, fig. 2 a-c) ce sillon est moins profond.

Cet axis déjà très éléphantin diffère de celui de *Prodeinotherium hobleyi* qui est beaucoup plus massif et dont l'apophyse épineuse est basse et élargie. Selon Harris (1973, p. 324) une telle apophyse permet une surface d'insertion musculaire plus vaste pour le ligament nuchal en corrélation avec la taille de sa fosse d'insertion sur l'occipital. Ceci entraîne une mécanique légèrement différente de la tête et du cou. L'axis de *Gomphotherium angustidens* est plutôt de type éléphantin, à la différence près que le creusement du sillon longitudinal sur toute la longueur antéro-postérieure de l'apophyse épineuse témoigne de l'horizontalité du ligament nuchal et d'un port de tête plus bas que chez les éléphants actuels. Il convient de rappeler toutefois que la puissance et le creusement de l'apophyse épineuse de l'axis varient selon l'âge et le sexe chez les éléphants actuels. La convexité des postzygapophyses est un autre caractère éléphantin de l'axis d'Artenay. Les postzygapophyses sont parfois planes chez les éléphants actuels (*Loxodonta africana* jeune 1900-187, AC) mais jamais concaves comme chez *P. hobleyi*. Les apophyses transverses de l'axis d'Artenay sont brisées et il est difficile de savoir si les barres supérieure et inférieure se rejoignaient, délimitant le canal transversaire (*Elephas indicus*) ou non (*Loxodonta africana*). La minceur des barres permet d'opter plutôt pour la seconde conformation.

Vertèbres cervicales postérieures (figs. 7, 9)

Tableau 10 : Mensurations des vertèbres cervicale (en mm). — Table : 10 Cervical vertebras measurements (mm).

		1	2	3	4	5	6	7
Gomphotherium angustidens (Ar 1509, MNHN)	C4	182	200	144	105	135	52	49
Loxodonta africana (jeune, 1900-187, AC)	C4	178	176	124	118	120	64	44
Gomphotherium angustidens (Ar 46, MNHN)	C5	191	(212)	150	100	130	57	48
Loxodonta africana (jeune, 1900-187, AC)	C5	194	179	130	110	119	66	46
Gomphotheriam angustidens (Ar 48, MNHN)	C7	261	(212)	(162)	103	(155)	88	52
Loxodonta africana (jeune, 1900-187, AC)	C7	236	192	136	102	142	85	52

1 : Hauteur maximale.
2 : Largeur maximale.
3 : Largeur prise aux prézygapophyses.
4 : Hauteur du corps vertébral (postérieure).
5 : Largeur du corps vertébral (postérieure).
6 : Largeur du canal vertébral (postérieure).
7 : Hauteur du canal neural.

Les 3e à 7e vertèbres cervicales sont plus massives que chez les éléphants actuels et proportionnellement plus larges que hautes. Le corps vertébral (*centrum*) est elliptique à grand rayon transversal et non subcirculaire comme chez *L. africana*. Les apophyses articulaires (pré- et postzygapophyses) sont puissantes (insertion du *complexus* et du système du *longissimus*). Les apophyses transverses sont basses et étendues, il s'y insère le *levator angulis scapulae*. Les apophyses transverses sont percées par le canal transversaire (sauf à la dernière cervicale), la barre supérieure et la lame transversaire inférieure étant soudées comme chez *E. indicus* à l'inverse de *L. africana*. Le canal rachidien qui a la forme d'un demi-cercle sur les premières cervicales devient plus aplati aux dernières. Les apophyses articulaires des dernières cervicales ont des facettes planes. Comme chez les éléphantidés, la dernière cervicale

Source : MNHN, Paris

possède une apophyse épineuse droite, haute et puissante, ainsi qu'une facette costale postérieure pour la première paire de côtes. Les apophyses transverses s'unissent aux prézygapophyses et sont fortement élargies ventralement.

V.2. — VERTÈBRES DORSALES (figs. 8, 9)

Tableau 11 : Mensurations des vertèbres dorsales (en mm). — Table 11 : Thoracic vertebras measurements (mm).

	1	2	3	4	5	6	7	8
Ar 49	197	174	151	93	165	61	78	270
Ar 50	—	(160)	125	—	—	55	55	355
Ar 51	194	94	98	—	—	42	42	340
Ar 52	—	—	73	98	118	(33)	(52)	—
Ar 53	193	61	57	—	—	(31)	(51)	—
Ar 54	(182)	64	53	—	—	(30)	(50)	235
Ar 55	—	—	—	—	—	—	—	220
Ar 56	172	68	52	—	—	(30)	(39)	(135)
Ar 57	134	83	46	—	—	(30)	(54)	—

1 : Largeur maximale.
2 : Largeur aux prézygapophyses.
3 : Largeur aux postzygapophyses.
4 : Hauteur du centre vertébral (postérieure).
5 : Largeur du centre vertébral (postérieure).
6 : Hauteur du canal vertébral.
7 : Largeur du canal vertébral.
8 : Longueur de l'apophyse épineuse du canal au sommet.

Les neuf vertèbres dorsales récoltées (dont trois sont situées avec certitude dans la colonne vertébrale, D1, D2 et avant-dernière D) sont, comme pour les vertèbres cervicales, plus massives que chez les éléphants actuels, proportionnellement plus larges au niveau du corps vertébral et étendues au niveau des apophyses transverses. Après la 1re dorsale le canal neural est étroit. Les apophyses épineuses sont longues, isoclines, toutes dirigées vers l'arrière. L'inclinaison est accentuée entre la 4e et la 10e dorsale, moins au niveau de la vertèbre Ar 56 (MNHN) située entre la 11e et la 14e dorsale incluses, et surtout de l'avant-dernière dorsale. Dans ce dernier cas, l'apophyse n'est pas totalement redressée à l'inverse de *Loxodonta africana*. La hauteur des apophyses épineuses décroît au niveau de Ar 56 (entre D 11 à 14). Il y a donc une ensellure au milieu du dos sans qu'il y ait anticlinie des dernières dorsales à la manière de *L. africana*, avec des apophyses épineuses toutefois plus allongées.

Les deux premières dorsales, très élargies, sont caractérisées par la moindre inclinaison des apophyses épineuses hautes et puissantes en relation avec l'insertion du ligament nuchal et du *splenius* qui s'y rattache. De D4 à D7 le *centrum* est plus haut, tout en étant proportionnellement plus large que chez les éléphants actuels. A l'inverse de *L. africana*, les prézygapophyses ne se projettent pas en avant et sont presque contiguës, dessinant une très faible échancrure dorsale pour le canal neural très aplati. Les apophyses transverses, massives, étendues, forment à ce niveau encore entre elles un V très ouvert vers l'avant. Sur la vertèbre Ar 56 (MNHN) (située entre D11 à 14) se fait l'inversion de l'orientation des apophyses transverses qui sont relevées, étirées et forment un V pointé vers l'avant. Ceci se situe à la 11e dorsale chez *Loxodonta africana* et plus en arrière chez *Elephas indicus*. L'apophyse épineuse est courte et moins inclinée. L'avant-dernière dorsale (Ar 57, MNHN) est « lombarisée ». C'est une ver-

Source : MNHN, Paris

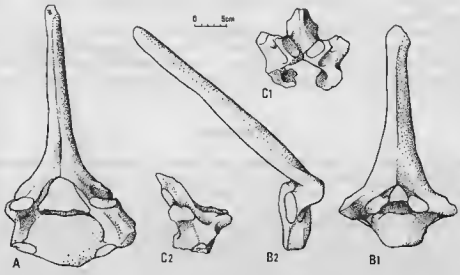

FIG. 8. — *Gomphotherium angustidens* (Cuvier), Artenay (France). Vertèbres dorsales. A : 1re dorsale (Ar 49, MNHN), vue antérieure légèrement de dessus, B1 : ? 4e dorsale (Ar 51, MNHN), vue antérieure légèrement de dessus, B2 : vue latérale droite, C1 : Arc dorsal de l'avant-dernière dorsale (Ar 57, MNHN), vue antérieure, légèrement de dessus, C2 : vue latérale droite. × 1/6.

Gomphotherium angustidens (Cuvier), Artenay (France). Thoracic vertebras. A : 1st thoracic v. (Ar 49, MNHN), anterior view slightly from above, B1 : ? 4th thoracic v. (Ar 51, MNHN), anterior view slightly from above, B2 : right lateral view, C1 : dorsal arch of the penultimate thoracic v. (Ar 57, MNHN), anterior view slightly from above, C2 : right lateral view. × 1/6.

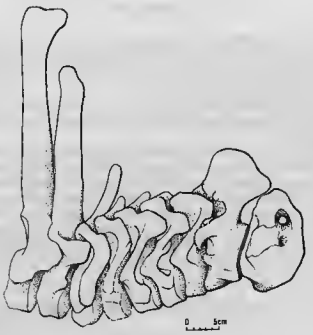

FIG. 9. — *Gomphotherium angustidens* (Cuvier), Artenay (France). Colonne vertébrale, région cervico-dorsale C1 à D2). Les régions cervicales et dorsales font entre elles un angle d'environ 155°. Vue latérale droite. × 1/6.

Gomphotherium angustidens (Cuvier), Artenay (France). Cervico-thoracic region of the vertebral column (C1-D2). The angle between cervical and thoracic regions is about 155°. Right lateral view. × 1/6.

Source : MNHN, Paris

tèbre trapue aux apophyses transverses massives et aux prézygapophyses graciles, à l'inverse de la disposition des éléphants actuels.

Dans son ensemble la région dorsale témoigne d'une musculature puissante (*spinalis dorsi*, *longissimus dorsi* sur les apophyses transverses, *multifidus* sur les apophyses transverses et la base des apophyses épineuses ainsi que *semi-spinalis* ; ligament nuchal essentiellement sur l'apophyse épineuse des premières dorsales avec les muscles qui s'y attachent, en particulier *splenius*, *serratus posterior*, *spinalis dorsi*).

Conclusion

D'après les vertèbres récoltées, il apparaît que la colonne vertébrale de *G. angustidens*, sur une morphologie déjà fondamentalement éléphantine, se distingue par quelques traits mastodontoïdes propres : faible hauteur de l'atlas, massivité des autres cervicales et des dorsales, plus fortes antéro-postérieurement et plus élargies transversalement, avec des apophyses épineuses et des apophyses transverses puissantes, typiques d'un animal trapu. La région cervico-dorsale conservée (9 premières vertèbres) permet d'évaluer l'angle que fait la colonne cervicale avec la colonne dorsale (fig. 9). Cet angle, de 155° environ, est plus ouvert que chez les éléphants actuels (115° chez *E. indicus*, 118° et 125° respectivement chez les formes de savane et de forêt de *L. africana*, d'après Frade, 1955, p. 731, fig. 748). L'attitude de la tête pendante chez *L. africana* de forêt (« low carriage ») soulignée par Frade, se caractérise par l'ouverture de l'angle cervico-dorsal et un écart entre les apophyses épineuses de C7 et D1 d'une part et de D2 et D3 d'autre part. On retrouve ces caractères plus accentués chez *G. angustidens* dont la tête, au repos, était moins relevée que chez les éléphants actuels. Malgré cette position, la puissance du ligament nuchal (surcreusement de l'apophyse épineuse de l'axis, orientation des apophyses épineuses des premières dorsales) et de la musculature du cou permettent d'envisager une mobilité de la tête nullement amoindrie.

V.3. — CÔTES (fig. 10)

Les côtes récoltées sont le plus souvent fragmentaires et sans extrémité. Elles sont peu différentes de celles des proboscidiens actuels quant à leur morphologie fondamentale et leur courbure. Elles présentent toutes l'aplatissement caractéristique de la tubérosité costale qui ne fait pratiquement plus saillie sur les côtes médianes et postérieures.

La différence la plus importante réside dans la section transverse. Chez le mastodonte d'Artenay la section du corps des côtes est sub-circulaire à triangulaire et non aplatie longitudinalement comme chez les éléphants actuels.

La première paire de côtes (Ar 64, Ar 78, MNHN) se distingue des suivantes par sa massivité générale due à l'extension antéro-postérieure du corps et sa torsion vers l'avant pour l'articulation sternale. Par rapport aux éléphants actuels, le corps est moins trapu. La section distale de la côte a la forme d'un triangle de petit côté antéro-interne moins allongé que chez l'éléphant actuel. La région articulaire se caractérise par une tubérosité costale (*tuberculum*) qui fait encore saillie, séparée de la tête costale (*capitulum*) par un col bien creusé (les facettes articulaires de la tête ne sont pas conservées). Sur les autres côtes la région articulaire n'est plus distincte et ne fait que prolonger le corps.

VI. — SQUELETTE APPENDICULAIRE

VI.1. — OMOPLATE (fig. 11)

Seule la région articulaire de l'omoplate droite a été retrouvée. La cavité glénoïde a la forme d'un rectangle arrondi aux angles (dimensions du diamètre longitudinal : 151 mm, du diamètre trans-

Source : MNHN, Paris

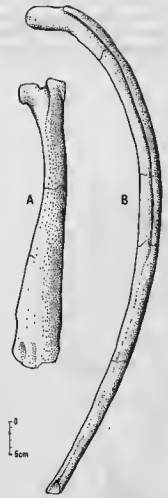

FIG. 10. — *Gomphotherium angustidens* (Cuvier), Artenay (France). A : première côte gauche (Ar 64, MNHN), vue antérieure, B : côte médiane gauche (Ar 75, MN HN), vue antérieure. × 1/6.

Gomphotherium angustidens (Cuvier), Artenay (France). A : 1st left rib (Ar 64, MN HN), anterior view, B : left rib of the middle of the rib cage (Ar 75, MNHN), anterior view. × 1/6.

FIG. 11. — *Gomphotherium angustidens* (Cuvier), Artenay (France). Omoplate droite, région articulaire (Ar 62, MNHN), vue latérale. × 1/6.

Gomphotherium angustidens (Cuvier), Artenay (France). Articular joint of the right scapula (Ar 62, MNHN), lateral view. × 1/6.

Source : MNHN, Paris

versal : 86 mm). Sur la face dorsale seul le départ de l'acromion est préservé. L'échancrure de la cavité glénoïde est moins creusée dorsalement que sur une omoplate de Sansan (Blainville, 1845, pl. XIII). Cette variation se rencontre entre les éléphants d'Afrique de forêt et de savane (Frade, 1955, p. 734, fig. 750). Le tubercule coracoïdien est un peu moins épaissi que sur l'omoplate du squelette de Sansan (MNHN).

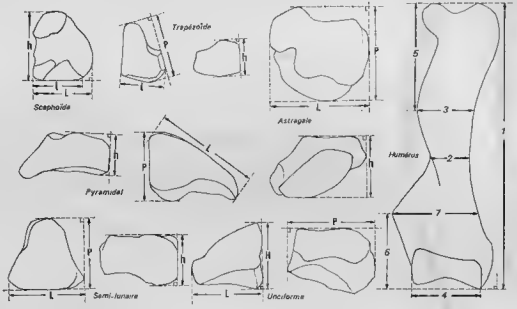

Fig. 12. — Schémas illustrant la technique de mensurations (voir tableaux).
Diagrams showing the way of measurements (see tables).

VI.2. — HUMÉRUS (fig. 13)

Tableau 12 : Mensurations de l'humérus, voir fig. 12 (en mm). — Table 12 : Humerus measurements, see fig. 12 (mm)

		1	2	3	4	5	6	7
Gomphotherium angustidens								
Artenay (MNHN) Ar 37	g.	675	—	140	155	—	—	—
Ar 38	dr.	670	100	(150) *	155	250	210	190
Sansan (squelette monté MNHN)	g.	670	—	—	—	—	205	—
	dr.	660	—	138	170	—	210	178
« *Mastodon* » *atavus* (d'après Borissiak, 1936)		723	—	170	195	—	195?	—
Loxodonta africana (1907-49, AC)	g.	1 070	105	140	230	460	350	225
Elephas indicus (1896-19, AC)	dr.	805	95	130	195	350	270	188

1 : Hauteur.
2 : Diamètre minimun de la diaphyse (face antérieure).
3 : Diamètre de la diaphyse au niveau de l'extension maximale de la crête deltoïdienne.
4 : Diamètre transversal articulaire de l'extrémité distale.
5 : Distance du point le plus saillant de la crête deltoïdienne à l'extrémité proximale.
6 : Distance du point le plus saillant de la crête épicondylienne à l'extrémité distale.
7 : Extension maximale de la crête épicondylienne.
* : Crête légèrement écrasée vers l'extérieur.

Source : MNHN, Paris

On sait depuis la description classique d'Andrews (1906) que, dès le stade *Palaeomastodon*, l'humérus des mastodontes avait une conformation proboscidienne typique différant essentiellement de celui des éléphants actuels par sa massivité. Les humérus d'Artenay sont effectivement plus massifs que chez les éléphants actuels à la fois au niveau des superstructures et de la diaphyse mais ils sont moins trapus que chez les palaeomastodontes.

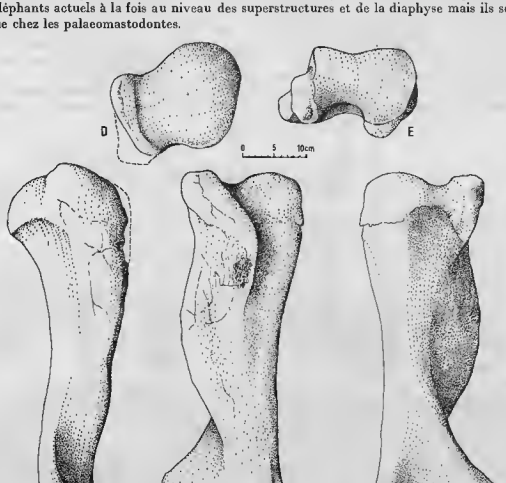

Fig. 13. — *Gomphotherium angustidens* (Cuvier), Artenay (France). Humerus droit (Ar 38, MNHN). A : vue interne, B : vue antérieure, C : vue postérieure, D : face proximale, E : face distale. × 1/6.
Gomphotherium angustidens (Cuvier), Artenay (France). Right humerus (Ar 38, MNHN). A : medial view, B : anterior view, C : posterior view, D : proximal view, E : distal view. × 1/6.

A l'extrémité proximale le trochiter ne dépasse pas en hauteur la tête articulaire dont il est séparé par la coulisse bicipitale large et moyennement creusée. Du trochiter descend la crête deltoïdienne orientée vers l'avant et l'extérieur, lieu d'insertion des muscles de l'articulation de l'épaule et du coude (*supra* et *infraspinatus*, *teres minor*, *deltoideus*, *triceps caput laterale*). Elle est puissante et

Source : MNHN, Paris

plus haute que chez les éléphantidés. La crête épicondylienne également puissante est le lieu d'insertion principal des muscles extenseurs de l'avant-bras et de la main (en particulier l'*anconeus* et l'*extensor carpi ulnaris* très puissants chez les éléphants actuels). Elle est située plus bas que chez les éléphantidés, caractère que l'on retrouve, plus accentué encore, chez « *Mastodon* » *atavus* (Borissiak, 1936, p. 196). Il existe une fossette radiale distincte de la fosse coronoïdienne. La trochlée humérale est plus épaisse antéro-postérieurement que chez les éléphants actuels. Les condyles sont plats, l'interne est le plus développé. Par ses proportions la trochlée est déjà éléphantine et moins élargie que chez les paléomastodontes ou que chez « *M.* » *atavus* (Borissiak, 1936, p. 196 ; pl. V fig. 3-4).

Les humérus d'Artenay ne se distinguent de ceux appartenant au squelette monté de Sansan (MNHN) que par la puissance moindre des crêtes, due sans doute à l'âge sub-adulte de l'animal d'Artenay.

VI.3. — RADIUS (fig. 14)

Tableau 13 : Mensurations du radius (en mm). — Table 13 : Radius measurements (mm).

	1	2	3
Gomphotherium angustidens (Ar 40, MNHN)	(480)*	85	55
« *Mastodon* » *atavus* (d'après Borissiak 1936)	—	118	60
Prodeinotherium hobleyi (d'après Harris 1973)	480	85	50
Lozodonta africana (1907-49, AC)	835	120	60
Elephas indicus (1836-19, AC)	590	100	45

1 : Hauteur maximale (* : sans épiphyse distale).
2 : Diamètre transversal de l'articulation proximale.
3 : Diamètre antéro-postérieur de l'articulation proximale.

Seul le radius gauche a été récolté. L'épiphyse distale manque. Chez les Proboscidiens, dès le stade fœtal, les os de l'avant-bras sont fixés en pronation. L'extrémité proximale du radius est enfermée entre les deux lobes de la surface articulaire humérale du cubitus. La torsion du radius d'Artenay est accentuée dès le quart supérieur de la diaphyse. La diaphyse est toute entière convexe vers l'avant et sa face postérieure est profondément creusée. La section transverse de la diaphyse dessine un rectangle aplati, de grand côté antéro-interne et de petit côté externe. Chez les éléphants actuels, elle est arrondie. A l'extrémité proximale, la cupule radiale a la forme d'un triangle allongé de petit côté interne. Elle est peu creusée. Postérieurement et intérieurement elle est longée par la facette articulaire cubitale en forme de languette. La tubérosité bicipitale fait saillie postéro-médialement. Il s'y insère probablement le *biceps brachii*. Toutefois, chez les éléphants l'insertion distale du biceps serait uniquement cubitale selon Joufroy (1971, p. 103) et Miall et Greenwood (1878, p. 267). Au contraire, d'après Holm-Nielsen (1965, p. 173) elle est radiale, sur la tubérosité bicipitale. Postérieurement, sous la facette articulaire cubitale, s'étend une surface rugueuse qui est la région d'insertion des ligaments radio-cubitaux de l'articulation du coude (fibres postérieures des ligaments médial et latéral et *ligamentum quadratum*). La crête qui prolonge la tubérosité bicipitale forme le bord postéro-médial du radius, qui fait face au cubitus. Elle bifurque en outre avant le tiers inférieur de la diaphyse en s'aplanissant, en direction antéro-latérale. Sur la face antéro-médiale, la coulisse pour les muscles extenseurs des phalanges débute assez haut, au tiers inférieur de la diaphyse.

Source : MNHN, Paris

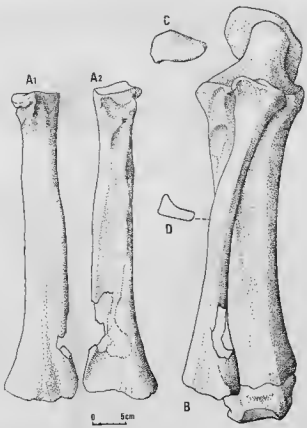

FIG. 14. — *Gomphotherium angustidens* (Cuvier), Artenay (France). A1 : Radius gauche (Ar 40, MNHN), vue interne, A2 : vue postérieure, B : radio-cubitus gauche en position anatomique (Ar 39-40, MNHN), C : face proximale du radius, D : section de la diaphyse du radius. × 1/6.

Gomphotherium angustidens (Cuvier), Artenay (France). A1 : left radius (Ar 40, MNHN), medial view, A2 : posterior view, B : left radius and ulna in anatomical position (Ar 39-40, MNHN), anterior view, C : proximal view of left radius, D : section of diaphysis of the left radius. × 1/6.

VI.4. — CUBITUS (figs. 14, 15)

TABLEAU 14 : Mensurations du cubitus (en mm). — TABLE 14 : Ulna measurements (mm).

		1	2	3	4	5
Gomphotherium angustidens Artenay (MNHN)	Ar 41 dr.	620	78	160	(50)	(70)
	Ar 39 g.	630	78	155	65	80
Gomphotherium angustidens Sansan (squelette monté MNHN)	dr.	650	75	167	80	105
	g.	650	—	(170)	70	90
« *Mastodon* » *atavus* (d'après Borissiak, 1936)		708	—	190	—	—
Prodeinotherium hobleyi (d'après Harris, 1973)		610	—	—	—	76
Loxodonta africana (1907-49, AC)		970	105	230	105	125
Elephas indicus (1896-19, AC)		720	—	190	95	100

1 : Hauteur maximale.
2 : Diamètre transversal (face antérieure) de la diaphyse.
3 : Échancrure sigmoïde : diamètre tranverse maximal.
4 : Articulation distale : diamètre antéro-postérieur.
5 : Diamètre transversal.

Source : MNHN, Paris

Ainsi que l'a décrit Blainville (1845, p. 281) au sujet d'un cubitus de Sansan, cet os ne présente de différences par rapport à celui des éléphants actuels que dans sa brièveté, sa massivité et l'accentuation des crêtes.

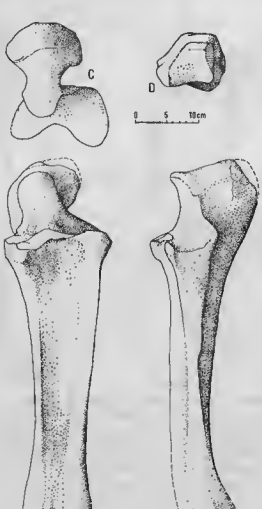

Fig. 15. — *Gomphotherium angustidens* (Cuvier), Artenay (France). Cubitus droit (Ar 41, MNHN). A : vue antérieure, B : vue interne, C : face proximale, D : face distale. × 1/6.
Gomphotherium angustidens (Cuvier), Artenay (France). Right ulna (Ar 41, MNHN). A : anterior view, B : medial view, C : proximal view, D : distal view. × 1/6.

L'épiphysation distale du cubitus d'Artenay n'était pas achevée. La soudure est visible sur le cubitus droit et sur le gauche la région articulaire distale manque. A l'extrémité proximale, le sommet de l'oléocrâne (où s'insère *triceps* et *flexor carpi ulnaris*) domine faiblement le bec qui surplombe la cavité sigmoïde. L'oléocrâne est pincé en arrière de l'échancrure sigmoïde puis s'épaissit transversalement vers le haut et l'intérieur. Le lobe interne de l'articulation humérale est plus développé que l'externe. La dissymétrie est plus accentuée que chez les éléphants actuels. Une forte crête descend de chaque lobe, la plus saillante étant la médiale, ce qui donne au corps de la diaphyse une section triangulaire de côté antérieur concave. Sous le lobe interne la crête est élargie en une surface crâniale d'inser-

Source : MNHN, Paris

tion musculaire du *brachialis*, faisant face à la tubérosité du radius. A l'extrémité distale, la facette articulaire pour le pyramidal a une forme grossièrement triangulaire de petit côté interne. Elle est bordée sur le côté interne par une facette ovalaire pour le semi-lunaire. La surface articulaire pour le radius est arrondie, légèrement proéminente. L'apophyse styloïde est peu saillante vers le bas. Les cubitus d'Artenay sont plus graciles que ceux du squelette monté de Sansan (MNHN). On peut y voir une différence due à l'âge individuel. Dans les deux cas, la convexité vers l'avant du cubitus est prononcée de même que chez *Palaeomastodon* (Andrews, 1906, p. 166). Cette courbure tend à se réduire, voire à disparaître chez certains éléphants (*Mammuthus meridionalis, Elephas recki*). Elle est encore nette chez *Loxodonta africana* et particulièrement, selon Frade (1955, p. 736), chez la forme de savane.

VI.5. — RAPPORT CUBITUS/HUMÉRUS

Le rapport du segment distal au segment proximal calculé d'après les hauteurs maximales indique que chez *Gomphotherium angustidens* le cubitus est presque aussi haut que l'humérus [91 et 93.5 % de la hauteur de l'humérus chez l'individu d'Artenay, 97 et 98.5 % dans le cas du squelette de Sansan (MNHN)]. Chez « *Mastodon* » *atavus*, le rapport calculé d'après les mensurations données par Borissiak (1936, pp. 195-7) indique que la hauteur du cubitus fait 98 % de celle de l'humérus. Un rapport du même ordre existe chez *Gomphotherium productum* (= *Trilophodon osborni* Barbour) du Pliocène inférieur du Nebraska, d'après les mensurations données par Osborn (1936, p. 313), où le cubitus fait 91 % de la hauteur de l'humérus. Chez les éléphantidés la tendance générale est à l'accroissement relatif de l'humérus. Ainsi chez *Elephas antiquus* (d'après les mensurations de Maccagno, 1962 *b*, p. 109), le cubitus ne fait que 81.5 et 82.5 % de la hauteur de l'humérus. Chez *Mammuthus meridionalis* (d'après les mensurations de Maccagno (1962 *a*)), le même rapport est de 90.5 %. Il est du même ordre chez l'éléphant d'Afrique actuel. L'humérus et le cubitus de *Deinotherium bavaricum* (NMW) sont plus hauts en valeur absolue que ceux de *Gomphotherium angustidens* (de l'ordre de 80 cm). Le rapport est toutefois comparable. Par contre, chez *D. giganteum* d'après les mensurations du spécimen de Cerecinos de Campos, Musée de Madrid, données par Bergounioux et Crouzel (1962, p. 19), le rapport est de 85 %, indiquant l'augmentation de taille de l'humérus par rapport au cubitus. Chez *Gomphotherium angustidens*, l'humérus est proportionnellement plus court, à l'opposé de *D. giganteum* et de certains éléphantidés. Il faut néanmoins préciser que ce rapport est variable, à la fois en raison de la croissance et de la variation individuelles. Ainsi chez *Elephas indicus*, d'après les chiffres donnés par Osborn (1942, p. 1337, fig. 1194), ce rapport varie de 75 à 81 % sur trois individus. J'ai trouvé un rapport plus proche de celui calculé chez les mastodontes sur un spécimen d'*E. indicus* (1896-19, AC) chez qui la hauteur du cubitus atteint 89.5 % de celle de l'humérus.

VI.6. — CARPIENS

Scaphoïde (fig. 16)

Tableau 15 : Mensurations du scaphoïde, voir fig. 12 (en mm). — Table 15 : Scaphoïd measurements, see fig. 12 (mm).

	H	L	l
Gomphotherium angustidens Artenay (Ar 28, MNHN	84	72	58
Sansan (Squelette monté MNHN)	92	82	79
« *Mastodon* » *atavus* (d'après Borissiak, 1936)	85	(72)	—
Deinotherium bavaricum (Franzensbad, NMW)	110	85	72

Source : MNHN, Paris

Le scaphoïde d'Artenay est plus ramassé, plus trapu que celui des éléphants actuels. C'est le plus petit des os de la première rangée du carpe. Il est court, comprimé médio-latéralement et étendu dans le sens antéro-postérieur, de sorte qu'il présente trois faces : médiale, latérale et distale ; deux bords : antérieur et postérieur et un sommet proximal. Le sommet est occupé par la facette radiale inclinée sur la face latérale, d'où part la petite facette articulaire supérieure pour le semi-lunaire. Distalement, le scaphoïde s'articule avec le trapèze et le trapézoïde par une facette commune qui remonte latéralement pour donner un contact avec le magnum. Le coin antéro-externe de l'os est occupé par la facette inférieure pour le semi-lunaire. Un bourrelet interne descend de la facette radiale. Le scaphoïde d'Artenay semble plus réduit par rapport aux autres carpiens de la première rangée que celui de *Palaeomastodon* figuré par Schlosser (1911, pl. XVI, fig. 9 ; pl. XV, fig. 5-5 a). Du point de vue de la morphologie et des proportions, il est semblable au scaphoïde de « *Mastodon* » *atavus* figuré par Borissiak (1936, p. 203). Le scaphoïde du squelette monté de Sansan (MNHN) est un peu plus haut, moins ramassé et rappelle celui du squelette de *Deinotherium bavaricum* (NMW), qui est assez haut et dont l'articulation radiale est coudée vers l'extérieur.

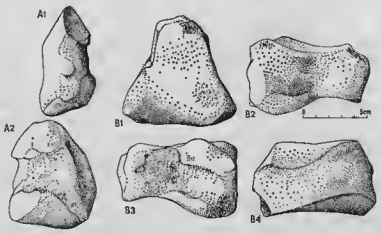

Fig. 16. — *Gomphotherium angustidens* (Cuvier), Artenay (France). A1 : Scaphoïde gauche (Ar 1500, MNHN), vue antérieure, A2 : vue externe, B1 : semi-lunaire droit (Ar 29, MNHN), vue supérieure, B2 : vue interne, B3 : vue externe, B4 : vue antérieure. × 1/3.

Gomphotherium angustidens (Cuvier), Artenay (France). A1 : Left scaphoid (Ar 1500, MNHN), anterior view, A2 : lateral view, B1 : right lunar (Ar 29, MNHN) : proximal view, B2 : medial view, B3 : lateral view, B4 : anterior view. × 1/3.

Semi-lunaire (fig. 16)

Chez les proboscidiens, le semi-lunaire est l'os de la première rangée du carpe le plus large. Il est déplacé radialement et sa face proximale s'articule toute entière avec le radius. Le semi-lunaire d'Artenay est un os plus aplati, moins étranglé à l'arrière que chez les éléphants actuels. La facette articulaire latérale pour le cubitus est orientée vers le bas et l'avant et non vers l'arrière comme chez *Elephas indicus* et *Loxodonta africana*. La facette radiale, bombée à l'avant, creusée à l'arrière, est relevée devant le bourrelet postérieur. Latéralement le semi-lunaire s'articule avec le pyramidal par une facette inférieure allongée et élargie à l'avant. Il s'articule médialement avec le scaphoïde par une facette supérieure mince qui longe l'arête et une facette inférieure en forme de virgule couchée. Ce type de semi-lunaire se rencontre au Burdigalien (Baigneaux, Ba 31, MNHN) comme au Vindobonien (squelette de Sansan, MNHN). Il se distingue de celui des deinothères dont la facette articulaire pour le radius est plane ou légèrement convexe à l'avant et versante à l'arrière (semi-lunaires isolés des faluns de

Source : MNHN, Paris

Touraine, 3240 MNHN ; de l'Helvétien inférieur de Birosse près Castelnau d'Arbieu (Gers), CAr 6, MNHN). Il est possible de reconnaître un troisième type de semi-lunaire sur des os isolés des faluns helvétiens du Blésois, de l'Anjou et de la Touraine. Il s'agit d'os de morphologie mastodontoïde mais proportionnellement plus hauts, plus courts et étroits, avec un pincement postérieur accentué. Ils pourraient appartenir à *Zygolophodon turicensis*. On peut inclure dans ce groupe le semi-lunaire de « *Mastodon* » *atavus* (Borissiak, 1936, p. 201) qui est un os assez haut et que Borissiak avait justement rapproché de celui de *Palaeomastodon* figuré par Schlosser (1911, pl. XV, fig. 5-5 a ; pl. XVI, fig. 9). Deux semi-lunaires isolés du Burdigalien de La Romieu (UL sans n°) et de Chevilly (SO 6237, NMB) de proportions intermédiaires sont moins aisément situables. Leur morphologie se rapproche de celle de *Gomphoterium angustidens*.

TABLEAU 16 : Mensurations du semi-lunaire, voir fig. 12 (en mm). —
TABLE 16 : Ulnar measurements, see fig. 12 (mm).

		L	H	$PI = \frac{H \times 100}{L}$	
Gomphotherium angustidens					
Artenay (Ar 29, MNHN)		95	54	90	57
Baigneaux (Ba 31, MNHN)		103	58	109	56.5
Chevilly (So 6327, NMB)		101	62	101	61.5
La Romieu (UL)		96	59	96	61.5
Pontlevoy-Thenay (FP 2, MNHN)		90	51	91	56.5
Sansan (squelette monté MNHN)	dr.	120	64	106	53.5
	g.	128	73	122	57.5
? *Zygolophodon turicensis*					
Pontlevoy-Thenay (FP 17, MNHN)		99	66	(85)	65.5
(FP 24, MNHN)		87	54.5	89	62.5
« *Mastodon* » *atavus* (d'après Borissiak, 1936)		107	67	107	62.5
Deinotherium sp. Birosse (CAr 6, MNHN)		128	73	122	57

Pyramidal (fig. 17)

TABLEAU 17 : Mensurations du pyramidal, voir fig. 12 (en mm). —
TABLE 17 : Cuneiform measurements, see fig. 12 (mm).

		L	H	P
Gomphotherium angustidens Artenay (Ar 30, MNHN)		132	44	83
La Romieu (1709 UL)		123	46	80
Sansan (Squelette monté MNHN)	dr.	144	55	87
	g.	143	54	86
« *Mastodon* » *atavus* (d'après Borissiak, 1936)		100*	52	92
Deinotherium bavaricum Franzensbad (NMW)		170	60	97

* : sans l'apophyse.

Source : MNHN, Paris

C'est un os moins haut que celui des éléphants actuels. Il est caractérisé par une apophyse latérale dirigée vers l'arrière. La face proximale est occupée par la facette articulaire pour le cubitus qui se prolonge sur la face postérieure en une surface d'articulation pour le pisiforme. La face médiale offre une facette d'articulation pour le semi-lunaire le long du bord inférieur. La face distale est occupée principalement par la facette pour l'unciforme. Elle est plane à l'avant et creusée à l'arrière. Elle se prolonge sur l'apophyse latérale qui porte une facette d'articulation ovale pour le cinquième métacarpien (de 40 × 15 mm environ). Sur le pyramidal d'Artenay on ne distingue pas les limites exactes de la facette qui devait être longue, mais sur les pièces du squelette de Sansan (MNHN), on voit très bien l'extension remarquable de la facette sur toute la face inférieure de l'apophyse latérale. Chez les éléphants actuels, lorsque la facette pour le cinquième métacarpien existe (chez *Loxodonta africana*, plus rarement chez *Elephas indicus*) il s'agit plutôt d'une zone de contact que d'articulation. Chez *Gomphotherium angustidens* où il y a véritable surface articulaire, le V^e^ doigt était encore fonctionnel et supportait sa part du poids de l'animal puisqu'il y a connexion entre un métapode et un os de la première rangée. Le pyramidal de « *Mustodon* » *atavus* (Borissiak, 1936, p. 199) est plus étroit, l'apophyse latérale est plus recourbée vers l'arrière et dépasse le bord postérieur de la facette articulaire pour le cubitus. Celui du squelette de *Deinotherium bavaricum* (NMW) est plus haut et l'apophyse latérale est très inclinée vers le bas.

FIG. 17. — *Gomphotherium angustidens* (Cuvier), Artenay (France). Pyramidal droit (Ar 30, MNHN). A : vue supérieure, B : vue antérieure. × 1/3.
Gomphotherium angustidens (Cuvier), Artenay (France). Right cuneiform (Ar 30, MNHN), A : proximal view, B : anterior view. × 1/3.

Trapézoïde (fig. 18)

TABLEAU 18 : Mensurations du trapézoïde de *Gomphotherium angustidens*, voir fig. 12 (en mm). — TABLE 18 : Trapezoïd measurement of *Gomphotherium angustidens*, see fig. 12 (mm).

		P	l	H
Artenay, Ar 31 (MNHN)		72	55	42.5
Pontlevoy, FP1 (MNHN)		81	55	47
Sansan (squelette monté MNHN)	dr.	96	68	53
	g.	87	60	50

Le trapézoïde d'Artenay ne diffère de celui des éléphants actuels que par la disposition des facettes articulaires pour le magnum. C'est un os parallélépipédique allongé antéro-postérieurement. La face proximale est occupée par la facette d'articulation pour le scaphoïde et le semi-lunaire qui est plane dans la région qui regarde le semi-lunaire et légèrement concave et versante vers le bas et l'arrière dans la partie qui reçoit le scaphoïde. La face distale est formée par la facette articulaire pour le deuxième métacarpien. La face médiale répond au trapèze par une facette articulaire rectangulaire. La face latérale qui répond au magnum suhit un décrochement dans sa partie médiane. La région antérieure s'étend plus vers l'extérieur. Il y a trois facettes pour le magnum : deux facettes supérieures de part et d'autre du décrochement et une inférieure. Comme chez chacun des deux éléphants actuels,

Source : MNHN, Paris

les deux facettes supérieures fusionnent (cas du trapézoïde d'Artenay) ou non (trapézoïde isolé de Pontlevoy, FP 1, MNHN ; squelette de Sansan, MNHN) en fonction de l'importance du décrochement médian. La facette inférieure est située à l'avant. Elle est unie à la facette antéro-supérieure sur le trapézoïde d'Artenay, de sorte qu'il y a coalescence entre les facettes proximale (scaphoïde, semi-lunaire) et distale (Mc II) par l'intermédiaire des surfaces articulaires pour le magnum. La coalescence des facettes articulaires proximale et distale se fait parfois chez *Loxodonta africana* par l'intermédiaire de la facette antéro-postérieure pour le magnum qui s'étend vers le bas mais il n'y a pas de facette inférieure (je ne l'ai observée que chez un seul spécimen d'*Elephas indicus*, chez lequel elle était placée beaucoup plus en arrière).

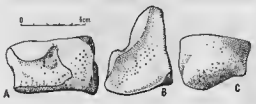

Fig. 18. — *Gomphotherium angustidens* (Cuvier), Artenay (France.) Trapézoïde droit (Ar 31, MNHN). A : vue externe, B : vue supérieure, C : vue antérieure. × 1/3.
Gomphotherium angustidens (Cuvier), Artenay (France). Right trapezoid (Ar 31, MNHN). A : lateral view, B : proximal view, C : anterior view. × 1/3.

Unciforme (fig. 19)

Tableau 19 : Mensurations de l'unciforme, voir fig. 12 (en mm). — Table 19 : Unciform measurements, see fig. 12 (mm).

		L	P	H
Gomphotherium angustidens Artenay (Ar 32, MNHN)		83	89	77
Sansan (squelette monté MNHN)	dr.	86	90	77
	g.	102	105	90
« *Mastodon* » *atavus* (d'après Borissiak, 1936)		100	102	?83
Prodeinotherium hobleyi (d'après Harris, 1973)		92	103	89
Deinotherium bavaricum Franzensbad (NMW)		99	116	83

L'unciforme se distingue de celui des éléphants actuels par sa moindre hauteur et le dessin de ses facettes articulaires pour le magnum et le troisième métacarpien. La face interne de l'unciforme répond au magnum par une grande facette supérieure dont la limite inférieure est légèrement échancrée sur la pièce d'Artenay, et rectiligne sur les unciformes du squelette de Sansan (MNHN). Chez *Elephas indicus*, l'échancrure est profonde, un peu moins chez *Loxodonta africana*. Sur la face distale, la facette articulaire pour le troisième métacarpien est la facette médiale, oblique, faisant un angle de 120° environ avec la face interne. Elle est entièrement fonctionnelle à la manière de *Loxodonta africana*. Chez *E. indicus*, par contre, elle n'est fonctionnelle qu'à l'arrière et il n'y a pas de contact franc en vue antérieure, entre l'unciforme et le troisième métacarpien.

L'unciforme des deinothères est un os proportionnellement plus haut et d'aspect plus éléphantin. C'est le cas de l'unciforme de *Prodeinotherium hobleyi* (Harris, 1973, pp. 338-9) et d'unciformes isolés d'âge burdigalien (Chevilly, Che 1, MNHN) ou Vindobonien (Pontlevoy, FP 20, FP 21, MNHN). En outre, le dessin de la facette articulaire pour le magnum est également plus éléphantin. Toutefois l'unciforme du squelette de *Deinotherium bavaricum* (NMW) n'est pas très haut. L'unciforme de « *Mastodon* » *atavus* (Borissiak, 1936, p. 205) se distingue de celui d'Artenay par l'échancrure plus marquée du bord inférieur de la facette pour le magnum sur la face interne.

Source : MNHN, Paris

Fig. 19. — *Gomphotherium angustidens* (Cuvier), Artenay (France). Uniciforme droit (Ar 32, MNHN). A : vue antérieure, B : vue interne, C : vue inférieure. × 1/3.
Gomphotherium angustidens (Cuvier), Artenay (France). Right unciform (Ar 32, MNHN). A : anterior view, B : medial view, C : distal view. × 1/3.

VI.7. — MÉTACARPIENS [Mc II (fig. 20) et Mc IV (fig. 21)]

Tableau 20 : Mensurations du 2e métacarpien (en mm). —
Table 20 : 2nd metacarpal measurements (mm).

		1	2	3
Gomphotherium angustidens Artenay, Ar 34 (MNHN) *		(110)	45	—
Sansan (squelette monté MNHN)	dr.	144	48	0,33
Deinotherium bavaricum Franzensbad (NMW)	g.	154	53	0,34
Loxodonta africana (1907-49, AC)		175	50	0,28
Elephas indicus (1915-55, AC)		160	45	0,28

1 : Hauteur.
2 : Diamètre transversal minimal de la diaphyse.
3 : Indice = Hauteur / Diamètre
* : sans épiphyse distale.

Les métacarpiens de *Gomphotherium angustidens* (comme ceux des mastodontes en général), se distinguent de ceux des éléphantidés par leur massivité. Seuls les Mc II et IV ont été retrouvés, mais le squelette de Sansan (MNHN) possède les Mc II à V, le troisième métacarpien est le plus haut, le quatrième le plus massif.

La face proximale du deuxième métacarpien se compose de deux facettes articulaires obliques, séparées par une crête aiguë. La facette interne répond au trapézoïde. Elle est plus large et plus creusée que la facette externe pour le magnum. L'extension vers l'avant de cette dernière facette se retrouve chez *Loxodonta africana*. Chez *Elephas indicus* cette facette est souvent très régressée et n'est plus fonctionnelle à l'avant. Dans le coin antéro-supérieur de la face interne se trouve la petite facette en demi-cercle pour le trapèze. Sur la face externe, la facette pour le troisième métacarpien est séparée de la facette supérieure pour le magnum par une arête mousse. L'extrémité distale manque mais elle est connue sur les Mc II du squelette de Sansan (MNHN). La base de la surface articulaire pour la première phalange est plane en vue antérieure.

Le deuxième métacarpien du squelette de *Deinotherium bavaricum* (NMW) se distingue de celui de *Gomphotherium angustidens* par sa forme en « pilier ». Il est en effet moins élargi latéralement et

Source : MNHN, Paris

moins pincé postérieurement. La surface articulaire proximale est plane et la facette pour le magnum est réduite à l'avant. La surface articulaire distale pour la première phalange est concave de droite à gauche en vue antérieure. Cette morphologie est partagée par *D. giganteum* de Pikermi (Gaudry, 1862, pl. XXV, fig. 3).

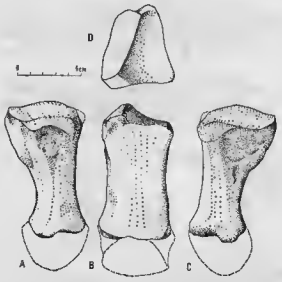

FIG. 20. — *Gomphotherium angustidens* (Cuvier), Artenay (France) 2e métacarpien droit (Ar 34, MNHN). A : vue externe, B : vue antérieure, C : vue interne, D : vue supérieure. × 1/3.
Gomphotherium angustidens (Cuvier), Artenay (France). Right 2nd metacarpal (Ar 34, MNHN). A : lateral view, B : anterior view, C : medial view, D : proximal view. × 1/3.

TABLEAU 21 : Mensurations du 4e métacarpien (en mm). — TABLE 21 : 4th metacarpal measurements (mm).

		1	2	3
Gomphotherium angustidens Artenay, Ar 36 (MNHN)		123	51	0,41
Artenay, So 1872 (NMB)		150	57	0,38
Sansan (squelette monté MNHN)	dr.	135	52	0,38
Deinotherium bavaricum Franzensbad (NMW)	g.	155	62	0,40
Loxodonta africana (1907-49, AC)		170	62	0,36
Elephas indicus (1915-55, AC)		157	53	0,34

1 : Hauteur.
2 : Diamètre transversal minimal de la diaphyse.
3 : Indice = $\frac{\text{Hauteur}}{\text{Diamètre}}$

La face proximale du quatrième métacarpien est triangulaire, et s'articule avec l'unciforme. Le long de l'arête interne s'étend la facette pour le Mc III. La facette pour le Mc V s'étend le long de l'arête externe sans atteindre l'extrémité postérieure de la tête articulaire. Le corps, assez aplati antéro-postérieurement, s'épaissit distalement surtout du côté externe. Le Mc IV du squelette de *Deinotherium bavaricum* (NMW) se distingue de celui de *G. angustidens* par sa forme « en pilier » due au moindre élargissement de l'extrémité distale et à l'amincissement moins fort du corps dans le sens antéro-postérieur. En outre la région proximale est moins saillante vers l'arrière. La facette articulaire distale pour la première phalange est concave en vue antérieure. Cette morphologie est également celle du Mc IV de *D. giganteum* de Pikermi figuré par Gaudry (1862, pl. XXV, fig. 3).

Source : MNHN, Paris

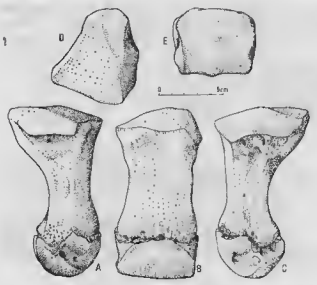

Fig. 21. — *Gomphotherium angustidens* (Cuvier), Artenay (France). 4e métacarpien droit (Ar 36, MNHN). A : vue externe, B : vue antérieure, C : vue interne, D : vue supérieure, E : vue distale. × 1/3.

Gomphotherium angustidens (Cuvier), Artenay (France). Right 4th metacarpal (Ar 36, MNHN). A : lateral view, B : anterior view, C : medial view, D : proximal view, E : distal view. × 1/3.

VI.8. — PHALANGES (fig. 22)

La première phalange du quatrième rayon antérieur droit (Ar 1504, MNHN) est la seule complète. Une première phalange postérieure très érodée, sans extrémité proximale (Ar 1501), ne nous renseigne guère. Par rapport à celle des éléphants actuels, la phalange antérieure est proportionnellement plus courte, plus étirée vers le haut et l'extérieur. Elle est aussi très pincée sur la face postérieure au-dessus de l'articulation distale. Ses dimensions sont : hauteur 63 mm, largeur (extrémité proximale) : 58.5 mm.

Fig. 22. — *Gomphotherium angustidens* (Cuvier), Artenay (France). 1re phalange du 4e rayon antérieur droit (Ar 1504, MNHN). A : vue antérieure, B : vue postérieure. × 1/3.

Gomphotherium angustidens (Cuvier), Artenay (France). 1st front phalanx of the 4th digit (Ar 1504 MNHN). A : anterior view, B : posterior view. × 1/3.

VI.9. — CONCLUSIONS SUR LA MAIN

Chez les éléphants, dès le stade fœtal, les os du carpe et du métacarpe ont acquis une disposition sériée (Eales, 1929, p. 225). Chez *Gomphotherium angustidens* la disposition est la même mais avec une articulation maximale entre les différents os de la main. L'articulation entre le semi-lunaire et le cubitus se fait par l'intermédiaire de deux facettes bien constituées et fonctionnelles (dont l'extension est sujette à une variation individuelle comme chez les éléphants actuels). L'extension et l'orientation vers le bas et l'avant de la facette cubitale du semi-lunaire indique que le poids était mieux réparti du cubitus aux carpiens médians (semi-lunaire, magnum). Pareillement, sur le Mc II, l'extension de la facette latérale pour le magnum indique un contact maximum entre les deux os. De même, la facette

Source : MNHN, Paris

médiale distale du magnum pour le Mc III est entièrement fonctionnelle. Tout ceci indique une répartition homogène du poids sur les Mc II à V. Ce dernier s'articule effectivement avec le pyramidal comme en témoigne la facette du processus externe du pyramidal.

Il devait en résulter une mobilité plus grande de la main, liée selon certains auteurs à une marche sur sol inégal, de forêt ou de montagne (Trevisan, 1948, p. 69 ; Maccagno, 1962 *b*, pp. 112-3) ou inversement à des mouvements rapides dans un paysage ouvert (Eales, 1929, p. 234). L'importance de la variation individuelle sur les facettes articulaires des carpiens chez les éléphants actuels, ne permet ni de trancher ni de pousser plus avant les conclusions en matière d'adaptation.

VI.10. — BASSIN (fig. 23)

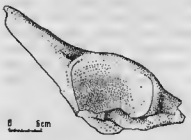

Fig. 23. — *Gomphotherium angustidens* (Cuvier), Artenay (France). Région acétabulaire gauche du bassin (Ar 63, MNHN), vue externe. × 1/6.
Gomphotherium angustidens (Cuvier), Artenay (France). Left acetabular region of the pelvis (Ar 63, MNHN), lateral view. × 1/6.

Seule la région acétabulaire du bassin gauche a été retrouvée. Encore n'est-elle pas complète et la corne antérieure de la surface articulaire manque. Elle ne présente pas de différence avec le bassin de Sansan figuré par Blainville (1845, pl. XIII). La cavité est grande (plus grand diamètre articulaire : 132 mm ; 152 mm pris aux bords externes du sourcil cotyloïdien). Faisant suite à la *fovea acetabuli*, l'échancrure ischio-pubienne, dans laquelle glisse la racine postérieure du ligament rond, est très creusée.

VI.11. — ASTRAGALE (fig. 24)

Tableau 22 : Mensurations de l'astragale de *Gomphotherium angustidens*, voir fig. 12 (en mm). — Table 22 : Astragalus measurements of *Gomphotherium augustidens*, see fig. 12 (mm).

		L	P	H
Artenay, Ar 33 (MNHN)		117	113	75
Chevilly, Che 1 (MNHN)		103.5	72	72
Chevilly, 327 (MO)		119	100	(68)
La Romieu 1710 (UL)		124	107	71
Pontlevoy-Thenay (MB)		(98)	89.5	63
Pontlevoy-Thenay FP5 (MNHN)		118	94	70
Sansan (squelette monté) MNHN	dr.	132	115	80
	g.	114	104	76.5

C'est le seul os du tarse qui ait été retrouvé. Il se distingue de celui des éléphants actuels par son aplatissement plus accentué et par la massivité du bourrelet postéro-médial (*tuberculum tali*). En vue dorsale, l'angle antéro-latéral de la facette articulaire pour le tibia dépasse le tour du col comme chez *Loxodonta africana*, à l'inverse d'*Elephas indicus*.

Source : MNHN, Paris

Le développement du *tuberculum tali* vers l'intérieur et l'arrière est le caractère le plus remarquable de l'astragale d'Artenay. On le retrouve sur un certain nombre d'astragales d'âge burdigalien (La Romieu 1710 bis, UL ; Chevilly, 327, MO) ou helvétien (faluns du Blésois, sans n°, MB). Il existe néanmoins chez *Gomphoterium angustidens* une séquence morphologique dont l'autre pôle est représenté par un astragale dont le *tuberculum tali* est uniquement médial (astragales du squelette de Sansan, MNHN). Chez les éléphantidés ce bourrelet est plutôt médial. Chez les deinothères il est postérieur mais en voie de régression chez *Deinotherium giganteum* (Gaudry, 1862, pl. XXV, fig. 6). Un *tuberculum tali* du type d'Artenay se retrouve chez le mastodonte du « pontien » de Salonique, *Choerolophodon pentelici* (Slq 32 a ; MNHN).

Cette orientation du bourrelet rappelle celle de l'astragale de *Palaeomastodon* figuré par Andrews (1906, fig. 52, p. 149 et fig. 59, p. 167), de l'Oligocène du Fayoum. On la rencontre également chez *Prodeinotherium hobleyi* (Harris, 1973, p. 295) et *Deinotherium bavaricum* [squelette de Fransensbad, NMW ; ainsi qu'astragales isolés de Chevilly (sans n°, MO), des Faluns de la Touraine (CQ)], qui se différencient ainsi de *Deinotherium giganteum*. L'astragale d'Artenay se distingue toutefois de celui des deinothères du Miocène inférieur par quelques caractères constants. En vue dorsale la facette tibiale est échancrée à l'avant. L'astragale est plus aplati. Le col est plus bas et la facette antérieure pour le naviculaire est orientée vers l'avant alors qu'elle est plutôt ventrale chez *D. bavaricum*. En vue plantaire, la surface articulaire pour le calcanéum est plus vaste que chez *D. bavaricum*, la facette médiale, la plus petite, est plane et non concave.

L'originalité de l'astragale d'Artenay réside donc dans la morphologie du *tuberculum tali* qui semble héritée de *Palaeomastodon* et que l'on retrouve au Burdigalien mais aussi sur une espèce « pontienne », *Choerolophodon pentelici*.

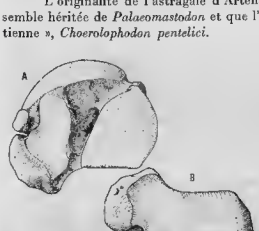

FIG. 24. — *Gomphotherium angustidens* (Cuvier), Artenay (France). Astragale gauche [Ar 33, MNHN]. A : vue inférieure, B : vue supérieure. × 1/3.
Gomphotherium angustidens (Cuvier), Artenay (France). Left astragalus [Ar 33, MNHN]. A : dista view, B : proximal view. × 1/3.

VII. — CONCLUSIONS SUR LE SQUELETTE

Les caractères mastodontoïdes propres au squelette d'Artenay sont sa massivité générale et ses proportions. Il est plus bas sur pattes que les éléphants actuels. Au membre antérieur l'humérus n'est guère plus haut que le cubitus et l'ensemble devait être moins haut que le membre postérieur, à l'opposé des éléphantidés. Les membres postérieurs n'ont pas été retrouvés à Artenay mais ceux appartenant au squelette de Sansan (MNHN) vont dans ce sens (il est probable que le membre postérieur droit ait été associé à l'origine au membre antérieur droit). Le squelette de *Gomphotherium productum* (= « *Tri-*

Source : MNHN, Paris

lophodon phippsi ») du Pliocène du Nebraska figuré par Osborn (1936, p. 315, fig. 269) présente également un tel aspect. Par contre, chez *Tetralophodon longirostris* du Vallésien de Polinya (Barcelone), d'après les mensurations données par Alberdi (1971, pp. 185-6), le membre antérieur serait légèrement plus haut que le membre postérieur. La silhouette serait donc plus éléphantine. Mais l'accroissement de hauteur se fait selon des modalités différentes. Chez les éléphants actuels, l'humérus est plus haut que le cubitus. C'est le contraire chez *T. longirostris*. J'ajoutcrai que chez *Deinotherium bavaricum* (NMW), le rapport entre les segments du membre antérieur est identique à celui de son contemporain *Gomphotherium angustidens*, bien que les membres soient plus hauts. Par contre, chez *D. giganteum*, il semble que le membre antérieur soit le plus haut et que la hauteur de l'humérus dépasse celle du cubitus comme chez les éléphantidés.

Gomphotherium angustidens était donc un animal plus petit et plus massif que les éléphants actuels. D'après les carpiens, métacarpiens et phalanges, il apparaît que la main était proportionnellement plus large et moins haute que chez les éléphants actuels. En outre, si la disposition des os du carpe et du métacarpe est sériée comme chez tous les proboscidiens, les rapports latéraux des carpiens entre eux et avec les métacarpiens sont importants, indiquant une mobilité plus grande et une répartition du poids également vers les doigts latéraux et non plutôt sur les doigts centraux comme chez les éléphants actuels. Une telle structure est vraisemblablement celle d'un animal moins rapide. De ce point de vue, *Loxodonta africana*, malgré une variation dans l'extension des facettes latérales des carpiens et des métacarpiens, se rapproche plus de *Gomphotherium angustidens* qu'*Elephas indicus*. D'après les vertèbres, on peut penser que le port de la tête était un peu différent de celui des éléphants. La tête était plus basse, ce qui correspond à la reconstitution donnée par Abel (1972, p. 178, fig. 143). Mais d'après l'inclinaison des apophyses épineuses des vertèbres antérieures, la mobilité de la tête devait être grande et l'animal pouvait lever la tête pour aller chercher sa nourriture dans les branches basses des arbres, à la manière des éléphants actuels. En outre, une ensellure, un peu comme chez *Loxodonta africana*, devait affecter le dos, avec des apophyses épineuses allongées, à l'inverse de la reconstitution d'Abel (*op. cit.*).

VIII. — DISCUSSION PHYLOGÉNÉTIQUE

La tendance zygodontoïde que l'on rencontre sur certaines molaires de *G. angustidens* au Burdigalien, parfois encore au Vindobonien, amène à penser que la parenté entre *G. angustidens* et *Z. turicensis* pourrait être plus étroite qu'on ne l'imaginait. Une dichotomie peu éloignée du Burdigalien expliquerait ainsi la persistance de caractères communs aux deux lignées zygodonte et bunodonte, au Miocène ancien. Or, d'après Matsumoto (1924, pp. 58-9) et Tobien (1971, pp. 153-6, tabl. 10), dès l'Oligocène inférieur du Fayoum, ces deux lignées ont été distinctes, représentées respectivement, après révision de Tobien (*op. cit.*), par *Palaeomastodon beadnelli* Andrews aux dents zygodontes et larges et par *Phiomia wintoni* Andrews aux dents bunodontes et étroites. Wegner (1913, pp. 259-263) avait, d'autre part, signalé que le carpe de *Zygolophodon turicensis* (nommé par lui *Mastodon angustidens tapiroides*) était proche de celui de *Palaeomastodon* sp. décrit par Schlosser (1911, pp. 136-8). Les carpiens sont dans les deux cas relativement hauts et non aplatis comme chez *Gomphotherium angustidens*. Wegner appuie sa démonstration sur le magnum. Comme on l'a vu, d'autres carpiens (unciforme, semi-lunaire) ont ces proportions. Mais on ne sait rien de précis sur la différenciation du squelette chez *Palaeomastodon* et *Phiomia*.

Phiomia, dont les défenses inférieures sont aplaties, est également placé à l'origine des mastodontes platybelodontes et amébélodontes à défenses inférieures aplaties (Borissiak, 1929, p. 25 ; Osborn 1936, p. 236 ; Tobien, 1973 *a*, pp. 282-4) comprenant les genres *Platybelodon* Borissiak du Miocène eurasiatique et *Amebelodon* Barbour du Pliocène nord-américain, ainsi que le « genre » *Serbelodon* Frick probablement synonyme (Tobien, 1972, p. 180).

Il n'est pas dans le but de cet article de discuter de la systématique de ce dernier groupe, propos largement développé par Tobien (1973 *a*), qui fait actuellement l'objet d'une révision par Madden et Turner (Mad-

Source : MNHN, Paris

den, 1975, comm. écr.). Je me bornerai à préciser que les espèces contemporaines *Platybelodon danovi* Borissiak à défenses inférieures peu élargies et à dentine lamellaire et « *Platybelodon* » *grangeri* (Osborn), à défenses inférieures très élargies et à dentine tubulaire, ne peuvent appartenir toutes deux au même genre, opinion partagée par Madden et Turner. D'autre part, les causes de la présence ou de l'absence de structure tubulaire de la dentine, structure pourtant connue dès le Vindobonien inférieur en Afrique (Maglio, 1969, p. 5, fig. 2), chez différents spécimens d'*Amebelodon* demeurent inexpliquées.

Dans le cas de la denture d'Artenay décrite par Ginsburg et Antunes (1966, p. 142, fig. 1), les incisives inférieures sont connues. Elles ont une section peu aplatie, piriforme, caractéristique du genre *Gomphotherium*. C'est le cas des plus anciens représentants du genre, en France à La Romieu (Roman et Viret, 1934, p. 61, fig. 24), en Allemagne (Tobien, 1973 *a*, p. 208, fig. 3), en URSS au Kazakhstan (Borissiak et Beliaeva, 1928, p. 247). Ceci contraste avec les premiers mastodontes (*Platybelodon kisumuensis*) du continent africain (au Kenya, Rusinga, Mahoko ; au Congo, Lac Albert) qui possèdent des défenses inférieures aplaties (Tobien, 1973 *a*, p. 251, fig. 15) appartenant à des niveaux considérés comme burdigaliens (Van Couvering et Miller, 1969, p. 628 ; Madden, 1972, pp. 1-12). En outre les molaires associées aux défenses chez *Pl. kisumuensis* du Kenya (Mc Innes, 1942, pl. fV) ne présentent pas de cachet zygodontoïde. Les M^3 ont au contraire des conules centraux nombreux, bien développés (il existe une certaine variation des proportions des M^3 et du nombre de leur collines). Les seules M^3 burdigaliennes que l'on puisse comparer à celles d'Artenay proviennent de Moghara (Égypte), décrites par Fourtau (1920) mais les défenses inférieures ne sont pas connues. Il faut convenir que les corrélations stratigraphiques au Miocène entre l'Afrique et l'Europe sont délicates. On peut remarquer qu'en France où la stratigraphie fine du Burdigalien continental est bien établie, l'apparition des deinothères, postérieure à celle des mastodontes, caractérise le burdigalien terminal. En Afrique, dans tous les gisements burdigaliens sont associés mastodonte et deinothère, sauf à Moghara.

Dès le Burdigalien, les mastodontes zygodontes possèdent des défenses inférieures de section arrondie (« *Mastodon* » *atavus*, Borissiak, 1936, p. 178). On ne connaît pas avec certitude les défenses inférieures de *Palaeomastodon beadnelli*. Si Osborn (1936, p. 143) inclinait à penser que les incisives inférieures de ce dernier étaient courtes et de section arrondie, toutes les mandibules pourvues d'incisives ont été attribuées à *Phiomia wintoni*. Si *Palaeomastodon beadnelli* possédait effectivement des défenses inférieures non aplaties, il n'y aurait pas d'obstacle majeur à faire dériver les deux genres *Gomphotherium* et *Zygolophodon* de *Palaeomastodon* et les seuls mastodontes platybelodontes de *Phiomia*. Au contraire, se fondant sur la morphologie plutôt bunodonte des molaires, Tobien (1973 *a*, p. 262) place *Phiomia* à l'origine de tous les mastodontes bunodontes. Une telle position amène à voir deux lignées dont l'une (mastodontes platybelodontes) aurait conservé des défenses aplaties tout en accentuant la bunodontie des molaires et l'autre (gomphothères) aurait des défenses inférieures de section piriforme par spécialisation, avec évolution plus lente des molaires vers la bunodontie. Rien ne s'oppose à ce schéma en ce qui concerne les continents africain et asiatique. Dans le cas des mastodontes européens, le nombre des découvertes permet d'apprécier l'importante variation morphologique des défenses. Il existe dans le Miocène français des défenses inférieures aplaties dont la section rappelle par exemple celle des défenses inférieures de *Serbelodon* Frick. Sur ce critère, Tobien (1972, 1973 *a*) a décrit l'espèce *Platybelodon danovi* à Sansan et à La Grive Saint-Alban. Un problème demeure, celui du classement des intermédiaires morphologiques, c'est-à-dire des défenses inférieures de section piriforme aplatie et inversement de défenses inférieures dont la morphologie de la pointe est celle de défenses inférieures « en pelle » mais de section peu aplatie, connus dans les Sables de l'Orléanais (Or 4, Ba 49, MNHN), dans les Faluns du Blésois (FP 136, MNHN), au niveau de Simorre à Villefranche d'Astarac (Vas 1, MNHN). Schmidt-Kittler (1972 *a*) a figuré d'importantes variations dans l'aplatissement des défenses inférieures de *Gomphotherium angustidens subtapiroides* des molasses de Bavière. La section « platybelodonte » des défenses inférieures de Sansan peut être en effet réalisée par aplatissement de la section piriforme typique. On y observe en particulier un sillon latéral sur la face supérieure qui existe également sur les sections piriformes, alors que chez *Pl. danovi* de Cisacaucasie (Borissiak, 1929) la face supérieure des défenses inférieures est entièrement concave. Il reste que les défenses provenant respectivement de Sansan et de Simorre présentent les morphologies les plus éloignées. On sait d'autre part

Source : MNHN, Paris

que les molaires associées aux deux types de défenses ne sont pas différentes, surtout depuis que l'on sait que le cément est également présent sur les molaires de *G. angustidens* (Tassy, 1975, p. 1463). Des variations locales entre populations peuvent expliquer les différentes morphologies des défenses. Une telle explication vaut, sans doute, si l'on considère, inversement, que le genre *Platybelodon* est présent dans le Miocène d'Europe occidentale, puisque les sections des défenses inférieures de Sansan et de La Grive Saint-Alban sont assez éloignées morphologiquement de celle de *Platybelodon danovi* et *Pl. kisumuensis*. Il n'en demeure pas moins qu'on ne s'explique dans aucun des schémas envisagés, que des intermédiaires morphologiques relient au Miocène moyen des taxons qui seraient individualisés dès le niveau du Fayoum, en tout cas avant le Burdigalien. Mais la lacune qui sépare les premiers mastodontes burdigaliens des paléomastodontes du Fayoum n'est toujours pas comblée. C'est au cours de l'Oligocène qu'apparaît en particulier un des caractères essentiels des Proboscidiens, le mode de remplacement dentaire « horizontal ». Chez les paléomastodontes, les dents jugales sont toutes fonctionnelles simultanément, chez les mastodontes, dès le Burdigalien, seules M2 et M3 sont en fonction chez l'adulte. Cette innovation a dû se produire au cours d'un déploiement évolutif certain, avec l'établissement de lignées bunodonte, zygodonte, platybelodonte et peut-être chocrolophodonte, qui connaîtront de nouveaux déploiements au Miocène supérieur. C'est en cela que les paléomastodontes, s'ils nous donnent des bases essentielles pour la compréhension des mastodontes miocènes, ne peuvent nous fournir toutes les clés.

REMERCIEMENTS

Cet article est un extrait mis à jour d'une thèse de 3e cycle soutenue en juin 1974 à l'Université en 1975 Paris VI. Je tiens à remercier ici ceux qui, par leur initiative, leur accueil et leur collaboration ont aidé à la réalisation de ce travail : R. Hoffstetter — Laboratoire de Paléontologie des Vertébrés et de Paléontologie Humaine, Université Paris VI, qui en fut l'initiateur ; J.-P. Lehman — Institut de Paléontologie, Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris, qui m'a accueilli à l'Institut de Paléontologie où ce travail fut réalisé ; L. Ginsburg — Institut de Paléontologie, Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris, qui me confia cette étude.

Mes remerciements vont également aux directeurs, conservateurs, collègues pour leur accueil lors de visites des muséums, universités et collections privées, leurs conseils et suggestions : F. Bachmayer — Naturhistorisches Museum, Wien ; M. Bonneau — Département de Géologie structurale, Université Paris VI ; E. Buffetaut — Laboratoire de Paléontologie des Vertébrés et de Paléontologie Humaine, Université Paris VI ; F. Crouel — Institut Catholique, Toulouse ; B. Engesser — Naturhistorisches Museum, Bâle ; C. Guérin — Département des Sciences de la Terre, Université Claude Bernard, Lyon ; E. Heizmann — Naturhistorisches Museum, Bâle ; J. Hürzeler — Naturhistorisches Museum, Bâle ; le regretté F. de Lapparent — Institut Catholique, Paris ; C. de Muizon — Brest ; M. Philippe — Muséum d'Histoire Naturelle, Lyon ; F. Poplin — Laboratoire d'Anatomie Comparée, Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris ; M. Quétin — Langeais ; O. Schultz — Naturhistorisches Museum, Wien ; P. Sougy — Muséum d'Histoire Naturelle, Orléans ; C. Sudre — Muséum d'Histoire Naturelle, Toulouse ; M. Touratier — Musée de Blois ; H. Zapfe — Paläontologisches Institut der Universität, Wien.

Les dessins sont dus au talent de D. Visset, les photographies à J.-P. Durel et, à l'Institut de Paléontologie du Muséum National d'Histoire Naturelle, à R. Kandarour et D. Serrette. Je ne saurais trop insister sur la part essentielle de leur assistance technique dans l'élaboration de ce travail.

Source : MNHN, Paris

IX. — RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

Abel O., 1927. — Lebensbilder aus der Tierwelt der Vorzeit. 2e ed., 714 p., G. Fischer, Iena.

Alberdi M. T., 1971. — Primer ejemplar completo de un *Tetralophodon longirostris* Kaup 1835, encontrado en Espana. *Est. Geol.*, 27, pp. 181-196, Madrid.

Ambrosetti P., 1968. — The Pleistocene Dwarf Elephants of Spinagallo (Siracusa, South Eastern Sicily). *Geol. Romana*, 7, pp. 277-398, Roma.

Andrews C. W., 1906. — A Descriptive Catalogue of the Tertiary Vertebrate of the Fayûm. xxvii + 324 p., London.

Anthony R., 1933. — Recherches sur les incisives supérieures des Elephantidae actuels et fossiles (Éléphants et Mastodontes). *Arch. Mus. n. Hist. nat.*, 6e s., **12**, 7, pp. 449-455, Paris.

Anthony R. & Friant M., 1941. — Introduction à la connaissance de la denture des Proboscidiens. *Mém. Soc. Géol. Min. Bretagne*, 6, 104 p., Brest.

Antunes M. T., Ginsburg L., Torquato J. R. & Ubaldo M. L., 1973. — Age des couches à Mammifères de la basse vallée du Tage (Portugal) et de la Loire moyenne (France). *C. R. Acad. Sc., Paris*, 277-D, pp. 2313-2316, Paris.

Bach F., 1910. — Mastodonreste aus der Steiermark. *Beitr. Pal. Geol. Osterr. Ung.*, 23, pp. 63-123, Wien.

Belijaeva E. & Alekseeva L. I., 1962. — Gomphotheriidae *in* : Osnovy Paleontologii (Y. A. Orlov ed.), 15, Mammifères, pp. 262-268. Moscou (en russe).

Bergounioux F. M. & Crouzel F., 1960. — Les Mastodontes du Miocène du Bassin d'Aquitaine. *Bull. Soc. Hist. Nat. Toulouse*, 95, pp. 223-286, Toulouse.

—, 1962. — Les Déinothères d'Europe. *Ann. Paléont.*, 48, pp. 13-46, Paris.

Bergounioux F. M., Zbyszewski G. & Crouzel F., 1953. — Les Mastodontes miocènes du Portugal. *Mém. Serv. géol. Portugal*, n. s., 1, 140 p., Lisboa.

Blainville H. (Ducrotay de), 1845. — Ostéographie et description iconographique des Mammifères récents et fossiles, 16 : 367 p. ; 17 : 69 p., Paris.

Borissiak A., 1929. — On a new direction in the adaptative radiation of Mastodonts. *Palaeobiologica*, 2, pp. 19-33, Wien/Leipzig.

—, 1936. — *Mastodon atavus* n. sp., der primitivste Vertreter der Gruppe *M. angustidens*. *Trav. de l'Inst. paleoz. de l'Ac. Sc. URSS*, 5, pp. 172-234, Moscou.

Borissiak A. & Belijaeva E. I., 1928. — *Trilophodon* (*Serridentinus* ?) *inopinatus* n. sp. from the Jilancik Beds of the Turgai Region. *Bull. Acad. Sc. URSS, Cl. Phys.-Math.*, pp. 241-252, Moscou.

Burmeister H., 1837. — Handbuch der Naturgeschichte. Zum Gebrauch bei Vorlesungen entworfen, 2, Zoologie. xii + 369-858, Berlin.

Cooper C. (Forster), 1922. — Miocene Proboscidia from Baluchistan. *Proc. Zool. Soc. London*, pp. 609-626, London.

Crouzel F., 1956. — Le Miocène continental du Bassin d'Aquitaine. *Bull. Serv. Carte géol. France*, **54**, 248, 264 p., Paris.

Cuvier G., 1806. — Sur différentes dents du genre des Mastodontes, mais d'espèces moindres que celle de l'Ohio, trouvées en plusieurs lieux des deux continents. *Ann. Mus. Hist. nat.*, 8, pp. 401-424, Paris.

—, 1812. — Recherches sur les ossemens fossiles. 1e éd., **2**, 1, « Sur différentes dents », 20 p., Paris.

—, 1817. — Le règne animal, 1, 540 p., Paris.

Source : MNHN, Paris

DENIZOT G., 1927. — Les formations continentales de la région orléanaise. 582 p., Launay & Fils, Vendôme.

EALES N. B., 1929. — The Anatomy of a foetal Elephant. *Trans. R. Soc. Edinburg*, **56**, 1-11, pp. 203-246, Edinburg.

FALCONER H., 1857. — On the species of Mastodon and Elephant occuring in the fossil state in Great Britain. *Quart. Journ. Geol. Soc. London*, 13, pp. 307-360, London.

FOURTAU R., 1920. — Contribution à l'étude des Vertébrés miocènes de l'Égypte. *Survey Dept. Govt. Press, Cairo*, 2e ed., 122 p., Cairo.

FRADE F., 1955. — Ordre des Proboscidiens *in* : Traité de Zoologie (P. P. Grassé ed.), **17**, 1, pp. 715-783, Masson, Paris.

GAUDRY A., 1862. — Animaux fossiles et géologie de l'Attique, 1 & 2, 576 p., Paris.

—, 1878. — Les enchaînements du monde animal, 3, Mammifères tertiaires, 293 p., Paris.

GIGOUT M., HOREMANS P. & RASPLUS L., 1972. — Sur la géologie des environs d'Orléans. *Bull. B.R.G.M.* sect. 1, 1, pp. 1-28, Paris.

GINSBURG L., 1972. — Valeur stratigraphique des Mammifères au Tertiaire. *Mém. B.R.G.M.*, 77, pp. 381-387, Paris.

—, 1974. — Les faunes de Mammifères burdigaliens et vindoboniens des bassins de la Loire et de la Garonne. 5e Congrès du Néogène méditerranéen, Lyon 1971, *Mém. B.R.G.M.*, **78**, 1, pp. 153-167, Paris.

GINSBURG L. & ANTUNES M. T., 1966. — Considérations sur les Mastodontes du Burdigalien de Lisbonne et des Sables de l'Orléanais (France). *Rev. Fac. Cienc. Lisboa*, 2e s., C, **14**, 2, pp. 135-150, Lisboa.

GINSBURG L., de MUIZON C. & TASSY P., 1975. — Découverte d'un important gisement à Mastodontes dans le Miocène moyen de Simorre (Gers). *C. R. Acad. Sc., Paris*, 280-D, pp. 1547-1549, Paris.

HARRIS J. M., 1973. — *Prodeinotherium* from Gebel Zelten, Libya. *Bull. Brit. M. (n. H.) Geol.*, **23**, 5, pp. 283-348, London.

HOLM-NIELSEN E., 1965. — Die Musculatur der Vordergliedmasse bei *Elephas indicus*. *Anat. Anz.*, 117, pp. 171-192, Iena.

JOUFFROY F. K., 1971. — Musculature des Membres *in* : Traité de Zoologie (P. P. Grassé ed.), **16**, 2, pp. 1-475, Masson, Paris.

LARTET E., 1859. — Sur la dentition des Proboscidiens fossiles et sur la distribution géographique et stratigraphique de leurs débris en Europe. *Bull. Soc. Géol. Fr.*, 2e s., 16, pp. 469-515, Paris.

LAURILLARD C., 1851. — Rapport à MM. les Professeurs du Muséum d'histoire naturelle sur les ossements fossiles de la colline de Sansan (Gers) extraits et recueillis sous ma direction en 1851. *Le Pays*, 8 oct. 1851, Auch.

LEHMANN U., 1950. — Über Mastodontenreste in der Bayerischen Staatsammlung in München. *Palaeontographica*, 99-A, pp. 121-228, Stuttgart.

MACCAGNO A. M., 1962 *a*. — *L'Elephas meridionalis* Nesti di Contrada « Madona delle strada » Scopito l'Aquila. *Att. Ac. Sci. Fis. e Nat. Napoli*, s. 3, **4**, 1, pp. 1-132, Napoli.

—, 1962 *b*. — Gli Elefanti fossili di Riano (Roma). *Geol. Romana*, 1, pp. 33-131, Roma.

Mc INNES D. G., 1942. — Miocene and postmiocene Proboscidea from East Africa. *Trans. Zool. Soc. London*, **25**, 2, pp. 37-108, London.

MADDEN C. T., 1972. — Miocene Mammals, stratigraphy and environment of Muruarot Hill, Kenya. *Paleobios*, 14, pp. 1-12, Berkeley.

MAGLIO V. J., 1969. — A sbovel-tusked gomphothere from the Miocene of Kenya. *Breviora*, 310, pp. 1-10, Cambridge.

MATSUMOTO H., 1924. — A Revision of *Palaeomastodon*. Dividing it into Two Genera, and with Descriptions of Two New Species. *Bull. Amer. Mus. N. Hist.*, **50**, 1, pp. 1-58, New-York.

—, 1927. — On two new Mastodonts and an archetypal Stegodont of Japan. *The Sci. Rep. Tôhoku imp. Univ. Sendai*, 2e s., Geol., 10, pp. 1-11, Sendai.

MAYET L., 1908. — Étude des Mammifères miocènes des Sables de l'Orléanais et des Faluns de la Touraine. *Ann. Univ. Lyon*, 24, pp. 1-336, Lyon.

Source : MNHN, Paris

MEYER H. von, 1867. — Studien über das Genus *Mastodon*. *Palaeontographica*, 17, pp. 1-72, Stuttgart.

MIALL L. C. & GREENWOOD F., 1878. — The Anatomy of the Indian Elephant. *Journ. Anat. & Phys.*, **12**, 1, pp. 261-287 ; 2, pp. 385-400, London.

MOTTL M., 1970. — Die jungtertiären Säugetierfaunen der Steiermark. Südost-Osterreichs. *Mitt. d. Mus. f. Bergb. Geol. u. Technik am Landesmuseum « Joanneum », Graz*, 31, pp. 77-168, Graz.

OSBORN H. F., 1936. — Proboscidea vol. 1, XL + 802 p. *Amer. Mus. Press*. New-York.

—, 1942. — Proboscidea vol. 2, XXVII + 805-1675. *Amer. Mus. Press*. New-York.

ROMAN F. & VIRET J., 1934. — La faune de Mammifères du Burdigalien de La Romieu (Gers). *Mém. Soc. géol. France*, n. s., 21, pp. 1-67, Paris.

ROMER A. S., 1968. — Notes and comments on Vertebrate Paleontology. *Univ. Chicago Press*, 304 p., Chicago & London.

SCHINZ R. H., 1833. — Überreste organischer Wesen aus den Kantons Zürich. *Denkschr. Schweiz. Ges. Natur.* 1, 2, pp. 40-64, Zürich.

SCHLESINGER G., 1917. — Die Mastodonten des K. K. naturhistorischen Hofmuseums. *Denksch. K. K. Naturhist. Hofm., Geol. Paläont.*, 1, 230 p., Wien.

SCHLOSSER M., 1911. — Beiträge zur Kenntnis der oligocaenen Landsäugetiere aus dem Fayoum (Ägypten). *Beitr. z. Palaeontologie u. Geologie Österreich-Ungarns u. des Orients*, 24, pp. 51-167, Wien.

SCHMIDT-KITTLER N., 1972 *a*. — Die obermiozäne Fossil-Lagerstätte Sandelzhausen. 6 : Proboscidea (Mammalia). *Mitt. Bayer. Staatssamml. Paläont. hist. Geol.*, 12, pp. 83-95, München.

—, 1972 *b*. — Fund eines Mastodonten-Skeletts (Proboscidea, Mammalia) in der oberen Süsswassermolasse nahe Gweng bei Mühldorf am Inn. *Mitt. Bayer. Staatssamml. Paläont. hist. Geol.*, 12, pp. 137-141, München.

SIKES S. K., 1971. — The Natural History of the African Elephant. XXV + 397 p., Weidenfeld & Nicolson, London.

SIMPSON G. G., 1954. — The Principles of Classification and a Classification of Mammals. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.*, **85**, 1-16, pp. 1-350, New-York.

STEHLIN H.-G., 1907. — Notices paléomammalogiques sur quelques dépôts miocènes des bassins de la Loire et de l'Allier. *Bull. Soc. géol. France*, 4e s., 7, pp. 525-550, Paris.

—, 1925. — Catalogue des ossements de Mammifères tertiaires de la collection Bourgeois à l'École de Pontlevoy (Loir-et-Cher). *Bull. Soc. Hist. nat. et Anthr. de Loir-et-Cher*, 18, pp. 77-277, Blois.

TASSY P., 1975. — Valeur phylogénétique et taxonomique du cément coronaire chez les Mastodontes miocènes (Proboscidea, Mammalia). *C. R. Acad. Sc., Paris*, 281-D, pp. 1463-1466, Paris.

THENIUS E., 1959. — Handbuch der stratigraphischen Geologie, **3**, 2 : Tertiär. 328 p., F. Enke, Stuttgart.

TOBIEN H., 1971. — *Moeritherium*, *Palaeomastodon*, *Phiomia* aus dem Paläogen Nordafrikas und die Abstammung der Mastodonten (Proboscidea, Mammalia). *Mitt. Geol. Inst. Techn. Univ. Hannover*, 10, pp. 141-163, Hannover.

—, 1972. — Status of the Genus *Serridentinus* Osborn 1923 (Proboscidea, Mammalia) and related forms. *Mainzer Geow. Mitt.*, 1, pp. 143-191, Mainz.

—, 1973 *a*. — On the Evolution of Mastodonts (Proboscidea, Mammalia). Part 1 : The bunodont trilophodont Groups. *Notizbl. Geowiss. Mitt.*, 2, pp. 202-276, Wiesbaden.

—, 1973 *b*. — The Structure of the Mastodont Molar (Proboscidea, Mammalia), Part 1 : The Bunodont Pattern. *Mainzer Geow. Mitt.*, 2, pp. 115-147, Mainz.

TREVISAN L., 1948. — Lo scheletro di *Elephas antiquus* di Fonte Campanile (Viterbo). *Paleont. Ital.*, 44, pp. 1-78, Pisa.

VAN COUVERING J. A. & MILLER J. A., 1969. — Miocene stratigraphy and age determinations, Rusinga Island, Kenya. *Nature*, 221, pp. 628-632, London.

VAUFREY R., 1955. — Proboscidiens fossiles *in* : Traité de Zoologie (P. P. Grassé ed.), **17**, 1, pp. 784-867, Masson, Paris.

Source : MNHN, Paris

—, 1958. — Proboscidiens. Étude systématique *in* : Traité de Paléontologie (J. Piveteau ed.), **6**, 2, pp. 203-295, Masson, Paris.

Viret J., 1961. — Catalogue critique de la faune des Mammifères miocènes de la Grive Saint Alban (Isère). *N. Arch. Mus. Hist. nat. Lyon*, 6, pp. 53-81, Lyon.

Wegner R. N., 1913. — Tertiär und umgelagerte Kreide bei Oppeln (Oberschlesien). *Palaeontographica*, 60, pp. 175-274, Stuttgart.

Wellnhofer P., 1969. — Ein neu aufgefundene Mastodon-Skelett aus der oberen Süsswassermolasse von Reisenburg bei Günzburg a-d. Donau. *Mitt. Bayer. Staatssamml. Paläont. Hist. Geol.*, 9, pp. 215-220.

Zbyszewski G., 1949. — Les vertébrés du Burdigalien supérieur de Lisbonne. *Serv. Géol. Portugal*, 77 p., Lisboa.

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

PLANCHES

Source : MNHN, Paris

PLANCHE I

Gomphotherium angustidens (Cuvier), Artenay (France).

1 : incisive supérieure gauche (Ar 1483, MNHN), vue dorsale. 2 : incisive supérieure droite (Ar 1482, MNHN), vue dorsale. 3 : incisive supérieure droite, vue ventro-latérale. × 1/4 env. Clichés R. Kandaroun.

Gomphotherium angustidens (Cuvier), Artenay (France).

1 : upper left incisor (Ar 1483, MNHN), dorsal view. 2 : upper right incisor (Ar 1482, MNHN), dorsal view. 3 : upper right incisor, ventro-lateral view. × 1/4. Photo R. Kandaroun.

Source : MNHN, Paris

BIBL. DU MUSEUM PARIS

Source : MNHN, Paris

PLANCHE II

Gomphotherium angustidens (Cuvier), Artenay (France), même individu que **Pl. I.** Dents jugales, vue occlusale.

1 : P^4 gauche (Ar 1485, MNHN). 2 : M^2 gauche (Ar 1488, MNHN). 3 : M^3 gauche (Ar 1490, MNHN). 4 : P^4 droite (Ar 1484, MNHN). 5 : M^1 droite (Ar 1486, MNHN). 6 : M^2 droite (Ar 1487, MNHN). 7 : M^3 droite (Ar 1489, MNHN). 8 : M_2 gauche (Ar 1492, MNHN). 9 : M_3 gauche (Ar 1494, MNHN). 10 : M_2 droite (Ar 1491, MNHN). 11 : M_3 droite (Ar 1493, MNHN). × 1/2. Clichés J.-P. Durel.

Gomphotherium angustidens (Cuvier), Artenay (France), same specimen as **Pl. I.** cheek teeth, occlusal view.

1 : left P^4 (Ar 1485, MNHN). 2 : left M^2 (Ar 1488, MNHN). 3 : left M^3 (Ar 1490, MNHN). 4 : right P^4 (Ar 1484, MNHN). 5 : right M^1 (Ar 1486, MNHN). 6 : right M^2 (Ar 1487, MNHN). 7 : right M^3 (Ar 1489, MNHN). 8 : left M_2 (Ar 1492, MNHN). 9 : left M_3 (Ar 1494, MNHN). 10 : right M_2 (Ar 1492, MNHN). 11 : M_3 (Ar 1493, MNHN). × 1/2. Photo J.-P. Durel.

Source : MNHN, Paris

DU MUSEUM PARIS

Source : MNHN, Paris

PLANCHE III

Gomphotherium angustidens (Cuvier), Simorre-Tournan (Gers, France). Palais avec P^4-M^3 (Si 38, MNHN). Cliché D. Serrette. × 1/4 environ.

Gomphotherium angustidens (Cuvier), Simorre-Tournan (Gers, France). Palate with P^4-M^3 (Si 38, MNHN). Photo D. Serrette. Ca × 1/4.

Source : MNHN, Paris

BIBLIOTHEQUE DU MUSEUM PARIS

Source : MNHN, Paris

IMPRIMERIE NATIONALE

6 564 0196 22

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

6 MAI 1977

JR

ÉDITIONS DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE

En vente à la Bibliothèque centrale du Muséum,
38, rue Geoffroy-Saint-Hilaire, 75005 Paris
C.C.P. : Paris 9062-62

Annuaire du Muséum national d'Histoire naturelle (paraît depuis 1939).
Archives du Muséum national d'Histoire naturelle (depuis 1802. In-4°, sans périodicité).
Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle (depuis 1895 ; 4 livraisons par an).
Grands naturalistes français (depuis 1952. Sans périodicité).
Mémoires du Muséum national d'Histoire naturelle (depuis 1936. Depuis 1950, nouvelle série en 3 (puis 4) parties : A. Zoologie ; B. Botanique ; C. Sciences de la terre ; D. Sciences physico-chimiques. Sans périodicité).
Notes et Mémoires sur le Moyen-Orient (depuis 1933. In-4°, sans périodicité).
Publications du Muséum national d'Histoire naturelle (depuis 1933. Sans périodicité).

PUBLICATIONS DES LABORATOIRES DU MUSÉUM

En vente à l'adresse de chaque laboratoire

Bulletin du Laboratoire maritime de Dinard (Ille-et-Vilaine). Depuis 1928.
Objets et Mondes. La revue du Musée de l'Homme. Directeur : M. J. Millot, Palais de Chaillot, 75116 Paris ; depuis 1961 ; trimestriel.
Mammalia. Morphologie, Biologie, Systématique des Mammifères. Directeur : M. J. Dorst, Laboratoire de Zoologie des Mammifères, 55, rue Buffon, 75005 Paris ; depuis 1936 ; trimestriel.
Index Seminum Horti parisiensis. Service des Cultures, 61, rue Buffon, 75005 Paris ; depuis 1822 ; échange.
Journal d'Agriculture tropicale et de Botanique appliquée, suite de *Revue internationale de Botanique appliquée et d'Agriculture coloniale* ; depuis 1954. Laboratoire d'Ethnobotanique, 57, rue Cuvier, 75005 Paris.
Adansonia (suite aux *Notulae Systematicae*). Directeur : M. A. Aubréville, Laboratoire de Phanérogamie, 16, rue Buffon, 75005 Paris ; sans périodicité.
Revue Algologique. Directeur : M. R. Lami, Laboratoire de Cryptogamie, 12, rue Buffon, 75005 Paris ; depuis 1924.
Revue Bryologique et Lichénologique. Directeur : Mme V. Allorge, Laboratoire de Cryptogamie ; depuis 1874.
Revue de Mycologie. Directeur : M. Roger Heim, Laboratoire de Cryptogamie ; depuis 1928.
Cahiers de La Maboké. Directeur : M. Roger Heim, Laboratoire de Cryptogamie, 12, rue Buffon, 75005 Paris ; depuis 1963.
Pollen et Spores. Directeur : Mme Van Campo, Laboratoire de Palynologie, 61, rue Buffon, 75005 Paris ; depuis 1959 ; semestriel.

Source : MNHN, Paris